ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 66
12
ДЕКАБРЬ

«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1981

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ . ТОМ 66 (1981) № 12

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

В. И. Василевич, А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), М. М. Голлербах, О. В. Заленский, Т. И. Капралова (*отв. секретарь*), Е. М. Лавренко, Н. А. Миняев, Б. Н. Норин (*зам. главного редактора*), Т. И. Серебрякова, А. К. Скворцов, А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), Х. Х. Трасс, Ан. А. Федоров, С. К. Черепанов (*зам. главного редактора*), М. С. Яковлев, А. А. Яценко-Хмелевский.

EDITORIAL BOARD

S. K. Cherepanov (*Associate Editor*), An. A. Fedorov, M. M. Hollerbach, T. I. Kapralova (*Secretary*), E. M. Lavrenko, N. A. Miniaev, B. N. Norin (*Associate Editor*), T. I. Serebryakova, A. K. Skvortsov, A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), H. H. Trass, V. I. Vasilevich, A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), M. S. Yakovlev, A. A. Yatsenko-Khmelevsky, O. V. Zalensky.

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

В. А. Алексеев, Э. Ц. Габриэлян, М. В. Горленко, И. К. Дагис, К. З. Закиров, Н. И. Караева, Л. Я. Курочкина, Л. И. Малышев, Б. Т. Матиенко, Ю. С. Насыров, Г. Ш. Нахуцришвили, Н. Т. Нечаева, Э. Х. Пармасто, В. И. Парфенов, К. М. Сытник, Л. В. Табака, В. Н. Тихомиров, С. С. Харкевич.

EDITORIAL COUNCIL

V. A. Alexeyev, I. K. Dagis, E. Ts. Gabrielian, M. V. Gorlenko, N. I. Karaeva, S. S. Kharkevich, L. Ya. Kurochkina, L. I. Malyshev, B. T. Matienko, G. Sh. Nakhuzrischvili, Yu. S. Nasyrov, N. T. Nechaeva, V. I. Parfenov, E. Kh. Parmasto, L. V. Tabaka, V. N. Tikhomirov, K. M. Sytnik, K. Z. Zakirov.

УДК 581.524.4 : 634.043 (213.52)

Л. Е. Родин

ПИРОГЕННЫЙ ФАКТОР И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ АРИДНОЙ ЗОНЫ

L. E. RODIN. THE FIRE FACTOR AND THE VEGETATION OF THE ARID ZONE

Проведены наблюдения за восстановлением эфемерово-эфемероидной растительности (Carex pachystylis—Poa bulbosa—Ephemerae ass.) и на плантации фисташки (*Pistacia vera*) после пожара в Бадхызе летом 1978 г. В результате сравнения негоревших участков и пострадавших от огня выяснилось: в первом году после пожара фитомасса травяного сообщества на горевших участках по весу была на 11% меньше, а на втором году — только на 3%, что лежит в пределах ошибки. Основа флористического состава — эдификаторы и виды высокой встречаемости — сохранилась. Молодые деревца фисташки на плантации посева 1958 г. сильно пострадали от огня (только 3% особей не было повреждено огнем), но уже в первый год после пожара у них образовались мощные порослевые побеги из спящих почек, находящихся у основания, которые во второй год достигли более чем половины роста материнских особей, отмерших после пожара. Линейный прирост порослевых побегов значительно превышает таковой у не поврежденных огнем особей. Большинство растений в сообществах Бадхыза — пирофиты, адаптированные к воздействию огня, влиявшего на растительность на протяжении тысячелетий, как это подтверждается многочисленными свидетельствами из обзора литературы. Поэтому пожар не оказал губительного воздействия на сообщества, они сохранились в состоянии присущего им гомеостаза.

Два обстоятельства вызвали желание обратиться к этому вопросу еще раз (см. Родин, 1946): «степной» пожар в Бадхызе в июле—августе 1978 г. и публикация Т. А. Работновым (1978) в ноябре того же года статьи, посвященной влиянию огня главным образом на древесные сообщества и содержащей ряд положений, имеющих общее значение. Работнов рассматривает воздействие огня как экологический, эволюционный и фитоценологический фактор.

В конце июля и повторно 15 августа 1978 г. в Бадхызе (Туркменская ССР) на территории Бадхызского государственного заповедника прошел пал, охвативший около 5 тыс. га. Управление заповедника ежегодно проводит противопожарные мероприятия. По всей территории по обеим сторонам дорог распахиваются четырехлемешным плугом широкие полосы, а где дорог нет — по линиям, когда-то пропаханным и возобновляемым из года в год. Пространство между противопожарной полосой и дорогой (или между двумя полосами, где нет дороги) выжигается под контролем сотрудников заповедника (это опасно как для работников, так и для растительности в случае, когда огонь не удается остановить и если он переместился на оберегаемый травостой за противопожарной полосой). Распаханные противопожарные полосы в основном выполняют свою охранную роль. Однако нередки случаи, когда при сильном ветре пламя «перескакивает» через распаханную полосу и сопутствующую ей ранее выжженную. Так было и в 1978 г. Пал охватил как открытые пространства с эфемерово-эфемероидной растительностью (Carex pachystylis—Poa bulbosa var. vivipara—Ephemerae ass.), так и территории естественных и искусственных насаждений фисташки (*Pistacia vera*) со сходным травостоем. Персонал заповедника с помощью пожарных машин и вручную потушил пожар.

© Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1981 г.

На подвергшейся палу территории в естественных насаждениях фисташки погибло (по моим глазомерным подсчетам в ноябре 1978 г.) около 15—20% деревьев. Погибли почти только старые особи, под кроной которых, как правило, мощный травостой предоставил огню обильный горючий материал, а главное — трухлявая часть в основании стволов, также отличное горючее. Живая часть стволов деревьев будучи сырой не горела, так же как и листья. Они лишь пожухли и обрели красновато-бурый цвет. Средневозрастные и молодые деревья фисташки не погибли, хотя листья у некоторых также пожухли. Подкронные участки густого травостоя сгорели не полностью, остались пятна травостоя, где огонь уничтожил только торчавшую сухую ветошь, а слежавшаяся плотная подстилка сохранилась. Травостой на межкронных участках пострадал больше, так же как и на открытых пространствах: здесь сгорела вся ветошь и в значительной степени обычно весьма рыхлая подстилка, так что обнажилась почва; были обуглены дерновины ковыля (*Stipa hohenackeriana*), дерновинки мятлика (*Poa bulbosa*) и торчали из земли также обугленные «пучки» стеблей осоки (*Carex pachystylis*).

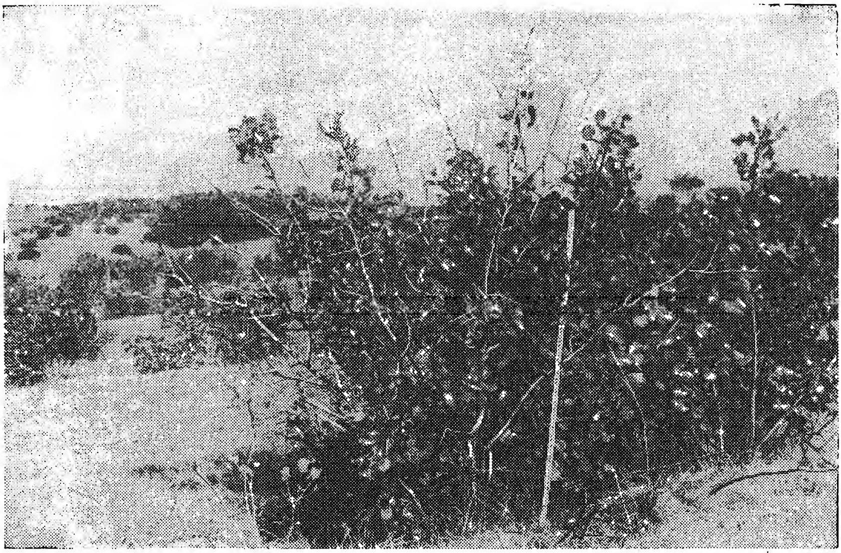
Сильно пострадали молодые (22—23-летние) искусственные насаждения фисташки (посева 1956 г.). Они были крайне загущены: посев был произведен в борозды с промежутками между ними всего лишь 4 м; в борозде, по-видимому, расстояния строго не соблюдались, и получился как бы строчной посев, так что в итоге насчитывалось более 4100 особей на 1 га, имевших высоту 1—3 м и ветвящихся от самого основания. На охваченном палом пространстве сгорел весь травостой между посевными бороздами и в них. Была опалена листва и почернели стволики кустящихся деревцев фисташки. Не поврежденными огнем сохранились только 3% особей. Погибло 86%, повреждены наполовину и более — 10%, слабо повреждены — немногим более 1% особей. Погибшими считались особи, у которых листья отсутствовали и все почки отмерли (засохли).[1] Такова была картина через 3 месяца после пала в ноябре 1978 г.

Казалось бы, налицо непоправимый урон, нанесенный «степным палом»: погибло 15—20% старых деревьев, сильно повреждены молодые насаждения, уничтожен огнем травостой. Но взглянем на происшедшее с позиций более длительной стратегии. В естественных насаждениях фисташки погибли преимущественно старые, уже пораженные гнилью в основании стволов деревья, и, таким образом, появилась возможность смены поколений. Многие обгоревшие дерновины ковыля сохранили жизнеспособность и вскоре после пожара выбросили генеративные побеги, хотя и не у всех особей зерновки успели созреть; в ноябре уже началось отрастание новых листьев. Точно так же и на обгоревших дерновинках мятлика и пучках осоки тоже появились новые листья. У основания сгоревших или опаленных огнем стеблей *Artemisia scoparia* и *Psoralea drupacea* развились розетки молодых листьв. Следовательно, и эти растения сохранили жизнеспособность. Собранные с поверхности почвы бобы *Onobrychis pulchella*, лежавшие в золе сгоревшей ветоши, показали всхожесть 25%. Такая всхожесть, если учесть, что на 1 м^2 насчитывалось до 400 штук бобов, более чем достаточна для последующего возобновления этого вида. Это подтвердилось весной 1979 г.: на всех участках, как подвергшихся пожару, так и не горевших, образовался пышный травостой сообщества с исключительным обилием *Onobrychis pulchella*, а также с нормально развитыми осокой и мятликом. Таким образом, эдификаторы этого сообщества вполне сохранились и по внешнему облику не различались между собой на горевших и не затронутых пожаром участках.

Проведенные учеты надземной фитомассы на горевших и не горевших участках в аналогичных сообществах показали, что количественные раз-

---

[1] Различалось 3 категории повреждений: погибшие — особи, на которых не было листьев и живых почек; поврежденные на $^1/_2$ и более — особи, на которых $^1/_2$ или более ветвей не имела листьев и живых почек; поврежденные на $^1/_4$ — особи, у которых $^1/_4$ ветвей не имела листьев и живых почек.



Мощные двухлетние порослевые побеги *Pistacia vera*, отросшие из корневой шейки погибших 22-летних особей (видны мертвые светлые ветви).

Для масштаба дана метровая линейка

личия между ними невелики (лежат в одном порядке величин), однако на обгоревших участках фитомасса по весу меньше на 11%. Существенная разница отмечена в количестве подстилки, которой заметно больше на негоревших участках (на 25%), что вполне естественно, так как здесь она сохранилась, накапливаясь в течение предшествующих трех-четырех лет.

Наблюдения, проведенные 1—2 V и 20—23 X 1980 на этой же территории, дали еще более интересные результаты. У подавляющего большинства особей фисташки (98.7% от 450 учтенных особей) образовались мощные порослевые побеги из спящих почек у корневой шейки.[2] Следовательно, молодые (22—23-летние) особи фисташки перенесли пирогенный стресс, и хотя надземные части их погибли, корневые системы сохранили жизнеспособность и растения проявили активный вегетативный рост. Измерения линейного прироста порослевых побегов (измерено 200 побегов у 120 случайно выбранных особей) показали следующее: линейный прирост в среднем за 1979 г. составил 72.6±1.05, а за 1980 г. (на 23 X) — 49.0±±2.03 см. При этом следует отметить, что максимальная высота отмерших после пожара стволиков была в среднем 138 см. Следовательно, за два года эти ростовые побеги достигли более 4/5 высоты «погибших» материнских особей (см. рисунок). На особях, не затронутых пожаром (измерено 150 побегов у 120 случайно выбранных особей), линейный прирост за 1979 г. составил 17.25±1.04, а за 1980 г. (на 23 X) — 18.5±1.31 см при средней высоте особей 187.0±5.16 см. Таким образом, пирогенный фактор вызывает у молодых особей фисташки активный рост порослевых побегов.

Повторные учеты надземной фитомассы в 1980 г. на обгоревших и не затронутых огнем участках показали, что на последних фитомассы на 3, а подстилки на 5% больше, чем на горевших. Следовательно, разница между ними за год еще более сгладилась. Нет оснований сомневаться, что в дальнейшем эти различия горевших и негоревших сообществ вовсе исчезнут.

---

[2] Появление этих побегов началось уже весной 1979 г.: они были отмечены 18—19 апреля примерно у 15% особей, но дальнейшие наблюдения за ними весной 1979 г. не удалось провести.

Флористический состав на горевших и не затронутых огнем участках в основном не различается: и здесь, и там отмечены одни и те же виды со встречаемостью 100% *Carex pachystylis*, *Poa bulbosa*, *Eremostachys labiosa*, *Scorzonera litvinovii*, *Onobrychis pulchella*, *Delphinium semibarbatum*, *Erysimum badhysi*. Еще 8 видов имеют встречаемость 65—90%; кроме *Aphanopleura leptoclada*, — это все многолетники. Следовательно, основа и тех, и других сообществ (эдификаторы и доминанты) сохраняется, а пожары влияют только на состав эфемеров, наличие и обилие которых зависят, как известно, от многих других причин. Запасы их семян в почве всегда достаточны, и для их всходов требуются преимущественно благоприятные погодные условия.[3]

Таким образом, «степной » пожар в Бадхызе будучи, казалось бы, явлением катастрофическим не принес катастрофических изменений в растительный покров. Несомненно это свидетельствует о том, что растительность Бадхыза с его насаждениями фисташки и травяным покровом на межкронных участках вполне адаптирована к пирогенному фактору, к пожарам, которые в течение тысячелетий происходили на территории Бадхыза. Они несомненно участились с тех пор, как здесь поселились люди.

Территория Бадхыза с древнейших времен была населена человеком. Во многих местах на палеолитических и неолитических стоянках найдены кремневые и каменные орудия (Г. Иванов, личное сообщение); открыты пещерные поселения людей, живших здесь (овраг Кызылджар) более 7 тыс. лет тому назад, что датировано радиоуглеродным методом (Князев, 1976); имеются остатки древних городищ (например, близ колодца Кепеля), эпоха которых еще не установлена; во множестве мест встречается керамика разного возраста, в том числе весьма примитивная (грубый замес). Сохранились руины старых крепостей — Адамелен, Нардыванлы, Инджерлыкала и ряда безымянных. До арабского завоевания в VII—VIII вв. Бадхыз населяли тюрки, в конце IX в. им управляли саффиды, затем саманиды, в конце X в. Бадхызом, как и всем югом Туркмении, овладевают газневиды (Атамурадов, 1979).

Бадхыз, расположенный между древнейшими городами Мервом и Гератом, был несомненно транзитной территорией для передвижения кочевых племен со стадами животных. Еще до сих пор в рельефе заметна «соляная дорога», по которой возили соль из Ер-ойландуза в Афганистан (В. И. Кузнецов, личное сообщение). Во многих местах видны уступы на террасированных склонах, еще не вполне денудированы плотины в лощинах стока, следы жилых строений.

Естественные пожары возникают здесь от молний. Им благоприятствует наличие обильного горючего материала в виде ветоши, накапливающейся в конце весны—начале лета от закончивших вегетацию эфемеров и эфемероидов. Грозы происходят преимущественно летом, когда уже накоплен горючий материал, и молния вызывает пожар, который с помощью ветра может распространиться на обширные пространства.[4] Так несомненно было и в доисторическое время, до появления здесь человека.

---

[3] Это наблюдалось и на наших учетных площадках (по 0.1 м²): в 1979 г., отличавшемся благоприятными по увлажнению и температурному режиму, зимой и весной на них в среднем отмечалось 16 видов, а в засушливом, с холодной зимой, 1980 г. — в среднем только 8 видов.

[4] В аридной зоне зачастую происходят «сухие» грозы — без дождя или с очень малым количеством осадков (Грибанов, 1955), т. е. в условиях, весьма благоприятных для возникновения и распространения пожара. В ленточных борах в пределах сухих разнотравно-ковыльно-типчаковых степей (Алтайский край) пожары, специально изучавшиеся этим же автором, в среднем за два десятилетия в 20% случаев возникали от молний, а в некоторые годы число их выражалось 50%. В Аризоне (США) за 1931—1935 гг. более 75% пожаров возникло от молний; даже в гумидной зоне, в Финляндии, за 1911—1921 г. молнии вызвали 42% лесных пожаров (Ткаченко, 1939), а в Швеции по учетам, проведенным за XIX и XX столетия, — более 50% (личное сообщение J. Ågren на научном семинаре Отдела геоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, 5 XI 1980). За 10 дней (7—17 VII 1965) в Аризоне и Нью-Мехико зарегистрировано 536 пожаров, причиной которых был удар молнии (Вальтер, 1975). По статистическим данным за 1961—1970 гг., в тихоокеанских штатах США в 37% случаев,

Наблюдая естественные пожары растительности с древнейших времен, человек мог научиться пользоваться палами в своих охотничьих и пастушеских целях. Особенно это участилось с того периода, когда кочевники-скотоводы создавали временные посевы (в благоприятные годы). Этот архаический прием до недавнего времени бытовал в Афганском Туркестане (Вавилов, Букинич, 1929), что пришлось наблюдать и мне в 1940—1941 гг.: кочевые племена приходили ранней весной, пасли овец на весенних пастбищах, сеяли яровые, а собрав урожай, снова уходили до следующего года.

Выжигание растительности — прием, заимствованный доисторическим человеком у природы. Первобытный человек был неплохим экологом и быстро уяснил, какое преимущество он получает, используя огонь в своих целях. Огонь был первым сильным инструментом охотника-собирателя в плейстоцене, как это полагает C. Sauer (1956) и подтверждается крупными антропологами и археологами, которых цитирует E. Komarek (1967), специально исследовавший эту проблему.

В этот период сформировались степи Евразиатской степной области (Лавренко, 1946), растительный покров которых поставлял добротное горючее для естественных пожаров и преднамеренных палов. Можно полагать, что естественный отбор огнеустойчивых видов растений начался еще до активного применения огня человеком. Выжигание растительности стало применяться как способ для решения многих практических нужд человеческого общества: расчистки земель для пашни, улучшения пастбищ, обеспечения условий для охоты или защиты от хищных зверей и нападения неприятеля (Семенова-Тян-Шанская, 1977) и других целей.

Огонь как природный фактор несомненно воздействовал на растительность на протяжении всего периода ее существования на нашей планете. И по сей день пожары в разных типах растительности, от тундр (Галактионова, Неустроева 1980) до саванн (Brookman-Amissah et al., 1980), возникают во многих случаях от естественных причин (молний, самовозгорания торфа и лесной подстилки, извержений вулканов), но чаще всего — от деятельности человека. Следует также указать на наличие связи периодичности вспышек пожаров с солнечной активностью (Байдал, 1963; Костырина, 1980).

Пашни нашего Нечерноземья возникли в традиционной системе подсечного земледелия. Этот прием применялся в нашей стране до 30-х годов, а может быть, и позднее.[5] На всех континентах поныне применяется эта система во всех типах растительности под общепринятым наименованием «shifting cultivation».

В настоящее время на многих конгрессах обсуждается проблема воздействия огня на пастбища, леса и редколесья. Так , например, в 1973 г. состоялась очередная конференция, посвященная влиянию пожаров на растительность (Tall Timber Fire Ecology Conference at Tallahassee, March, 1973, Florida); такие конференции созывались и ранее, и позднее. Существует обширнейшая литература, обзор которой в глобальном масштабе представил бы большой теоретический интерес и дал бы обоснование для многообразных практических рекомендаций, поскольку проведенные исследования выявили, по-видимому, все главнейшие аспекты влияния огня, как положительные, так и вредоносные.

а в Скалистых горах в 57 (от общего числа) пожары возникли от молний (Taylor, 1973, цит. по: Walter, 1979). На территории СССР за год бывает 10 млн. молниевых разрядов на землю; в районе Ленинграда и Москвы в году наблюдается 20—25 дней с грозой и приходится 1 молниевый удар на 0.5 км^2. Грозовая активность возрастает к экватору и в тропиках происходит 30—50 ударов на 1 км^2/ в год (Зверева, 1980).

[5] В 1928 г., путешествуя с А. А. Корчагиным по нынешним Вологодской и Архангельской областям, мы в ряде мест видели эту систему в действии. По личному сообщению Т. А. Работнова, эта стародавняя система была исключена из практики только после осуществления коллективизации.

Предлагается различать пожары катастрофические — охватывают большие территории, вызывают глубокие нарушения экосистем, наблюдаются редко — и пожары поддерживающие — наблюдаются чаще, не вызывают деградации экосистем (Wein, Ross, 1978).

Особенно широко распространены пожары естественные и намеренное выжигание растительности в аридной зоне, где климатические условия с обязательным засушливым периодом обеспечивают хорошие условия для горения накопившегося сухого материала. И если до недавнего времени пожарам приписывалось лишь разрушительное воздействие, оценивавшееся как пагубный антропогенный фактор, то теперь пожары рассматриваются как непременный экологический фактор в становлении и эволюции флоры и растительности, в создании ландшафтов в ряде аридных территорий — в Средиземноморье, Калифорнии, Южной Африке, Австралии и, добавим от себя, в Средней Азии, не полностью вмещающейся в широкое понимание Средиземноморья (Shantz, 1947; Arndt, Norman, 1959; Walter, 1968; Вальтер, 1975; Naveh, 1975; Beard, 1976). При таком взгляде многие сообщества, такие как гарига, чапарраль, маквис, фригана, мульга (и другие ксерофитные австралийские редколесья), следует рассматривать как длительно существующие пирогенные сообщества (fire climax) (Shantz, 1947; Naveh, 1967; Godron, 1978).

В Южной Калифорнии периодичность возникновения естественных (диких — wildfire) пожаров в чапаррали с участием *Cupressus forbesii* — примерно 2—3 раза в столетие (Zedler, 1978). Крупнейший эколог H. Weawer (1951) полагает, что и леса горели на протяжении тысячелетий и, следовательно, они также сформировались под влиянием пирогенного фактора. Сочетание этого фактора с рядом таких антропогенных воздействий, как распашка и последующие забрасывания земель, выпас, вырубка деревьев, корчевка кустарников, террасирование и другие формы вмешательства, вызывали множественные стадии сукцессий, которые будучи достаточно длительными (квазипостоянными) легко могли быть приняты за климаксовые. При попытке реставрации подлинно климаксовых сообществ необходимо принимать во внимание, что пожар (огонь) является одним из факторов их эволюции, обусловившей их состав, структуру, продуктивность и круговорот минеральных элементов (Whittaker, Wodwell, 1972).

Некоторые растительные сообщества периодически нуждаются в огне, чтобы сохранить свои позиции (Mutch, 1970; Naveh, 1974; Vogl, 1974). Например, для чапарралей «периодически повторяющиеся пожары — обязательное условие существования», отмечает Работнов (1978 : 1610). Стремление к сокращению числа палов, проявляющееся в настоящее время, может иметь отрицательные последствия для будущего существования пирогенных экосистем (Naveh, 1973).

На основании анализа 167 работ, посвященных проблеме роли огня в становлении растительности, K. Garren (1943) ставит вопрос, имеются ли вообще на Земле сообщества, не испытавшие влияния пожаров? Во всяком случае, как указывает автор, есть много обоснованных суждений о том, что прерии Северной Америки возникли в результате пожаров и поддерживаются ими (Harper, 1912, 1920; Hilgard, 1914, цит. по: Garren, 1943; Shull, 1921; Penfound, O'Neill, 1934; Vogl, 1974), поэтому неясно, являются ли они пирогенной сукцессией (fire succession) или пирогенным суб-климаксом (fire sub-climax type).

Длительная подверженность пожарам кустарниковой растительности аридных регионов Средиземноморья, Калифорнии, Южной Африки и Австралии позволяет рассматривать ее как пирогенный тип, или пирогенный климакс (firetype, fire climax: Shantz, 1947). Преобладание в составе ксерофитных пирогенных сообществ Средиземноморья видов корнеотпрысковых (с отпрысками из корневой шейки, корневых почек, корневищ, клубней, луковиц и других регенерирующих органов) может оцениваться как адаптация к частым пожарам, которая обеспечивает восстановление растительности (Trabaud, 1973). Как отмечает Naveh (1975), в числе видов возобновляющихся вегетативным и семенным путями, имеются как фанерофиты (*Quercus coccifera* и другие виды этого рода; *Pistacia lenticus* и др.;[6] *Olea europea*, *Rhamnus palaestina* и др.; *Myrtus communis*, *Juniperus foenicea* и др.; *Arbutus andrachne*, *Erica arborea* и др.; *Pinus halepensis* и др.), так и хамефиты (*Sarcopoterium spinosum*, *Cistus villosus* и др.; *Salvia triloba* и др.; еще ряд видов из сем. *Labiatae*), а также и лианы (*Asparagus aphyllus* и др.; *Smilax aspera*, *Clematis cirrosa*, *Rubia tenuifolia* и др.).[7] То же самое можно сказать применительно к саваннам Африки (Phillips, 1974; Anonymous, 1979) и Индостана (Som Dava et al., 1978). Даже болотистые и прибрежные луга (swamp marshes, coastal marshes) и, конечно, саванны на юго-востоке Северной Америки (Penfound, Hathaway, 1938; Lynch, 1941, цит. по: Garren, 1943; Swan, 1970) и льяносы Венесуэлы (Аппун, 1873) — результат длительного выжигания. Осоковые кочкарники в северном Казахстане также подвержены палам (Лавренко, 1956). Наконец, недавние наблюдения А. Г. Воронова (1980), проведенные на тропических и экваториальных островах Тихого океана, привели его к выводу, что огонь в бытующей там подсечно-огневой системе (shifting cultivation) ведет к формированию саванн и степей.

Эдификаторы и доминанты пирогенных сообществ являются пирофитами, многообразно приспособленными к воздействию огня: Одни из них (преимущественно деревья, кустарники и полукустарнички) при повреждении огнем образуют вегетативные побеги из спящих почек в основании стволов или из придаточных почек на корнях, другие переживают пожар в виде плодов, семян и других диаспор (выводковые луковички), погруженных в почву или остающихся на поверхности; в последнем случае короткий обжиг даже стимулирует повышение всхожести (Meiri, 1959; Le Houérou, 1973). Некоторые виды обладают трипанокарпией: они «забуривают» свои семена в почву на глубину, недоступную действию огня, как, например, виды родов *Erodium*, *Bromus*, *Stipa* и др. (Whittaker, Woodwell, 1972). В Южной Африке луковичные обильно цветут после пожаров, тогда как в обычных условиях они осуществляют преимущественно вегетативный рост (Walter, 1979). Эти свойства пирофитов закреплены в их генотипе, что свидетельствует о длительности воздействия огня, который в геологическом прошлом, особенно с периода позднего межледниковья, когда наступила ксеризация климата (Butzer, 1972; Horowitz, 1968; цит. по: Naveh, 1975), возникал от естественных причин (молний, вулканических извержений) и находил обильную «пищу» в виде сухой органической массы на поверхности почвы. Как указывает Naveh (1975), имеются палинологические свидетельства о наличии огнеустойчивых склерофитов, существовавших 60—80 тыс. лет назад; найдена древесная зола в Палестинских пещерах неандертальского человека, жившего 60—40 тыс. лет назад. С этого периода человек, уже познавший силу огня, становится главным регулирующим фактором окружающих его экосистем. Широкое распространение огня в раннее историческое время в странах Магриба и Леванта отмечается в «Библии», «Талмуде» и других более поздних источниках, как пишет об этом тот же автор. Гомер в «Илиаде», Виргилий в «Энеиде», а также Кассианос, Вассус и Ксенофонт в своих произведениях сообщают о естественных пожарах как обычном явлении в Греции, о полезном влиянии сжигания соломы для удобрения и для борьбы с сорняками и болезнями (Liacos, 1973, цит. по: Naveh, 1975). О том же пишет Le Houérou (1973), но уже по отношению к Южной Франции. Степные палы применялись не только в странах Средиземноморья, но и в Скифии — степях юга нашей страны. Обстановка, по-видимому, не намного изменилась с библейских времен: ежегодно в Средиземноморье выгорает около 200 тыс. га лесов и кустарников (Le Houérou, 1973). В аридных районах Австралии огонь применяется как обязательное мероприятие для улучшения пастбищ, которыми служат многие типы ксерофитных эвкалиптовых, акациевых и других редколесий (Perry, 1960). Однако огонь, по-видимому, был естественным экологическим фактором задолго до прихода сюда европейских скотоводов, так как флора аридных регионов Австралии имеет немало видов, которые не сбрасывают на землю плодов или плоды не раскрываются и не высыпают семян до того, как подвергнутся обжигу (M. C. Anderson, личное сообщение в 1966 г.; Walter, 1979). Полукустарник-пирофит *Gardonia subacaulis* в африканских саваннах способен переживать ежегодно повторяющиеся пожары; его плоды огнеустойчивы и прорастают через три недели, после пожара растение успешно цветет и плодоносит (Medwecka-Kornas, 1980). Эта особенность могла закрепиться в генотипе в процессе длительной эволюции путем появления мутаций и отбора. Кроме того, пожар способствует повышению видового разнообразия в сообществах; это обнаружено в ксерофитной растительности на юге Франции (Le Houérou, 1973) и юго-востоке США (Christensen, 1979); это отметил и Работнов (1978) на основании обзора ряда других источников. Периодически выжигаемые леса и кустарники имеют более сложную структуру, чем невыжигаемые (Le Houérou, 1973; Pase, Knipe, 1977). Что же касается собственно степной растительности, то Н. Ф. Комаров в своей обобщающей монографии (1951), ссылаясь и на других авторов, подтверждает правильность заключения М. С. Шалыта и А. А. Калмыковой (1935 : 109—110) о растительности Асканийской степи, а именно, что «степные пожары вовсе не наносят степной растительности неизгладимых следов» и восстановление ее происходит так быстро, что уже в следующем году горевшие и негоревшие участки не различаются по видовому составу и фитомассе. То же самое сказано о травяном покрове чапаррали (Horton, Kraebel, 1955). Особенно хорошо восстанавливаются пожароустойчивые дерновинные злаки, что было отмечено Hensel (1923) и мной на основе личных наблюдений и обзора литературы того времени (Родин, 1946), а также Е. М. Лавренко (1946, 1950), Н. Ф. Комаровым (1951), G. Reynolds, J. Bohning (1956). Есть и другие мнения: пожар вызывает сокращение семенной продуктивности и даже частичную гибель дерновинного злака *Festuca novae-zelandiae* (Sewell, 1948). Комаров (1951 : 171) пишет, что «травы, для которых пожар был губителен, давно уже выпали из степного травостоя», очевидно, под воздействием огня на протяжении тысячелетий. Жизнестойкость дерновинных злаков обеспечивается в значительной мере наличием у них мощных корневых систем, не подверженных огню, поскольку дерновина их зачастую погружена ниже уровня поверхности почвы; кроме того, у многих злаков выражена клейстогамия и у них могут развиться зерновки в условиях сильной засухи (Лавренко, 1941).

---

[6] Вообще все виды рода *Pistacia* обладают исключительно высокой способностью к вегетативному отрастанию после пожара, уже на второй год они достигают высоты материнского куста (Naveh, Dan, 1973), что было отмечено и нами в Бадхызе (см. выше).

[7] Из приведенной автором таблицы здесь указаны только немногие виды.

Намеренное выжигание растительности не явилось новым фактором для природных экосистем. Если до появления человека пожары зависели от случайных причин и не были слишком частыми, то человек сделал их более систематическими, включив их в свою стратегию «ленд-юза» наравне с вырубками, охотой, собирательством, земледелием, выпасом своих животных и созданием пастбищ для диких травоядных — предмета его охоты,[8] поскольку на выжженных участках уже ближайшей весной обеспечивается хороший пастбищный корм (Sampson, 1944).

---

[8] Исследователи Центральной Африки обнаружили, что одно из племен выжигало травы на значительном пространстве, чтобы привлечь газелей на более питательный травостой. К тому же способу прибегали индейцы в Северной Америке, как это отмечали первые белые пришельцы (Комаров, 1951 : 159—160). К этому следует добавить, что индейцы тысячелетиями выжигали леса и создавали пастбища, притом многократно забрасывали обезлесенные места, которые вновь зарастали лесом и снова попадали под огонь (Gordon, 1953).

Одни исследователи (Whyte, 1961; Komarek, 1967; Zohary, 1969; Ucko, Dimbleby, 1969), которых называет в своей работе Naveh (1975), связывают начальную фазу одомашнивания прародителей наших зерновых злаков — *Hordeum spontaneum* и *Triticum dicoccoides* — с регионами, постоянно подверженными палам, в которых поныне распространены эти весьма огнеустойчивые виды. Другие же (Harlan, 1967; Harlan, Zohary, 1966) полагают, что слегка «поджаренные» во время пала зерновки злаков легко освобождаются от покрывающих их чешуй и их мог собирать, обмолачивать и провеивать неандертальский человек, чтобы употреблять в пищу.

Одним из факторов становления степного травостоя, преобладания видов с органами вегетативного размножения, хорошо защищенными от действия огня, являлись степные пожары (Комаров, 1951 : 174). Постепенно преднамеренные палы вошли в систему технических мероприятий, так сказать, тактического порядка, которые были упомянуты выше и даже стали применяться как мера защиты от «диких пожаров» путем уменьшения количества горючего материала: «бороться с огнем — огнем» (fight fire with fire — Squires, 1947; Hodgson, 1968). Выжигались не только пастбища,[9] но и оставшаяся на полях стерня, что не ускользнуло даже от взора поэта: «Люблю дымок спаленной жнивы. . .» (М. Ю. Лермонтов, «Родина»).

Наблюдения результатов воздействия огня на растения и растительность в Бадхызском заповеднике после пала в июле—августе 1978 г. и краткий обзор по этому вопросу литературных данных позволяют сделать следующее заключение.

Формирование растительного покрова Бадхыза задолго до появления здесь человека происходило в таких же условиях периодически повторявшихся пожаров, как и растительности других регионов аридной зоны. В итоге сформировался флористический состав растительного покрова с эдификаторами, надежно огнеустойчивыми и хорошо возобновляющимися после пожара. В историческое время пожары, по-видимому, имели более широкое распространение, чем теперь, когда применяются меры, препятствующие их прохождению. Это отмечали и первые путешественники-ботаники (С. И. Коржинский, Б. А. Федченко, В. И. Липский), и многие последующие. Их описания растительности «фисташковых рощ» до мелочей соответствует ее современному облику (Смольский, Смирнов, 1931; Линчевский, 1935; Михельсон, 1958; Попов, 1979). В пределах фисташковых редколесий Бадхыза постоянно встречаются обугленные остатки пней разной степени разложения, свидетельствующие о старых или совсем недавних пожарах. Пожары не имеют катастрофического влияния, а восстановление растительного покрова после них, идущее достаточно быстро, свидетельствует, что его основа — это адаптированные к огню пирофиты. В сочетании с пожарами селектирующее влияние имел и выпас, благоприятствовавший отбору устойчивых к нему видов, которые оказывались обычно и огнеустойчивыми. В основном это дерновинные злаки (*Stipa hohenackeriana*, *Poa bulbosa*), корневищные (*Carex pachystylis*, *C. subphysodes*), луковичные и клубнекорневые растения (число их велико, их мы не перечисляем).

Пирогенный фактор, так же как и зоогенный, — главнейшие факторы, способствующие сохранению биогеоценозов Бадхыза в состоянии присущего им гомеостаза. Умеренный выпас и периодические палы не грозят существованию здешних эфемерово-эфемероидных сообществ.

Абсолютное заповедание приводит к значительной деградации, нарушению устойчивости и снижению продуктивности, что было давно доказано для степей И. К. Пачоским (1917), а для пустынь это подтверждено совсем свежими наблюдениями Н. Т. Нечаевой (Нечаева и др., 1979).

---

[9] Конские отводы — пастбища для войсковых лошадей в степной подзоне нашей страны — регулярно выжигались (Комаров, 1951).

Работнов (1978) пришел к выводу, что для сохранения природных систем в заповедниках в них необходимо поддерживать режимы, при которых они сформировались, поэтому он полагает, что для сохранения природных травяных экосистем необходимо включение в их состав копытных травоядных животных. Там где в формировании соответствующих систем принимал участие огонь, его не следует исключать из заповедного режима.

Напомним высказывания Ю. Одума (1975), что при правильном использовании огонь может быть очень ценным экологическим инструментом и что человек способен его контролировать в значительно большей степени, чем многие другие лимитирующие факторы.

ЛИТЕРАТУРА

Аппун К. Ф. (1873). Под тропиками. Странствование по Венецуэле, на Ориноко, в Британской Гвиане и на Амазонке с 1845 по 1868 год, I, II. СПб. — Атамурадов Х. И. (1979). О происхождении топонимов Бадхыза. Изв. АН ТССР, сер. обществ. наук, 3. — Байдал М. Х. (1963). Засухи и солнечная активность. Тр. Казахск. н.-и. гидромет. инст., 20. — Вавилов Н. И., Букинич Д. Д. (1929). Земледельческий Афганистан. Тр. по прикл. бот., ген., сел. Прил. 33. Л. — Вальтер Г. (1975). Растительность земного шара. Эколого-физиологическая характеристика. III. Тундры, луга, степи, внетропические пустыни. М., Прогресс. — Воронов А. Г. (1980). Формирование растительного покрова тропических и субтропических островов Тихого океана. Вестн. МГУ, сер. 5, География, 3. — Галактионова Т. Ф., Неустроева А. И. (1980). Влияние пала на пушицу узколистную в субарктической тундре. В кн.: Растительность и почвы субарктической тундры. Новосибирск, Наука. — Грибанов Л. Н. (1955). Грозовые явления и лесные пожары. Бот. ж., 40, 3. — Зверева С. В. (1980). Человек и молния. В кн.: Человек и стихия. Л., Гидрометеоиздат. — Князев А. В. (1976). К голоценовой истории биогеоценозов Бадхыза. В кн.: История биогеоценозов СССР в голоцене. М., Наука. — Комаров Н. Ф. (1951). Этапы и факторы эволюции растительного покрова черноземных степей. М., Изд. АН СССР. — Костырина Т. В. (1980). Исследования периодичности сезонов высокой пожарной опасности в связи их с числами Вольфа. Лесоведение, 5. — Лавренко Е. М. (1941). О взаимоотношениях между растениями и средой в степных фитоценозах. Почвоведение, 3. — Лавренко Е. М. (1946). Наблюдения над степными пожарами в северном Казахстане. Зап. Харьк. с.-х. инст., 5, (42). — Лавренко Е. М. (1950). Некоторые наблюдения над влиянием пожара на растительность северной степи (Попереченская степь Пензенской обл.). Бот. ж., 35, 1. — Лавренко Е. М. (1956). Степи и сельскохозяйственные земли на месте степей. В кн.: Растительный покров СССР, 2. М.; Л., Изд. АН СССР. — Линчевский И. А. (1935). Растительность Бадхыза. В кн.: Растительные ресурсы ТССР, 1. Л., Изд. АН СССР. — Михельсон О. А. (1958). Географические особенности растительного покрова Бадхыза. Тр. Туркм. географ. общ., 1. Ашхабад. — Нечаева Н. Т., Антонова К. Г., Каршенас С. Д., Мухаммедов Г., Нурбердиев М. (1979). Продуктивность растительности Центральных Каракумов в связи с различным режимом использования. М., Наука. — Одум Ю. (1975). Основы экологии. М., Мир. — Пачоский И. К. (1917). Описание растительности Херсонской губернии. II. Степи. Материалы по исслед. почв и грунтов Херсонск. губ., 13. — Попов К. П. (1979). Фисташка в Средней Азии. Ашхабад, Ылым. — Работнов Т. А. (1978). О значении пирогенного фактора для формирования растительного покрова. Бот. ж., 63, 11. — Родин Л. Е. (1946). Выжигание растительности как прием улучшения пастбищ. Сов. бот., 3. — Семенова-Тян-Шанская А. М. (1977). Накопление и роль подстилки в травяных сообществах. Л., Наука. — Смольский Н. В., Смирнов Н. Н. (1931). Фисташники Бадхыза. Тр. по прикл. бот., ген., сел., 4. — Ткаченко М. Е. (1939). Общее лесоводство. М., Гослестехиздат. — Шалыт М. С., Калмыкова А. А. (1935). Степные пожары и их влияние на растительность. Бот. ж., 22, 1. — Anonymous. (1979). Tropical grazingland ecosystems. Nature and resources, 15, 3. — Arndt W., Norman M. J. T. (1959). Characteristics of native pasture on Tippera clay loam at Katherine. N. T., Australia. CSIRO. Div. Land Res. Reg. Serv., Tech. Pap., 3. — Beard J. S. (1976). The evolution of Australian desert plants. In: Evolution of desert biota. Ed. by D. W. Goodall. Austin a. London, Univ. of Texas Press. — Brookman-Amissah J., Hall J. B., Swaine M. D., Attakorah J. Y. (1980). A reassessment of a fire protection experiment in north-eastern Ghana savanna. J. Appl. Ecol., 17, 1. — Butzer E. W. (1972). Environment and archeology. London, Methuen. — Christensen N. L. (1979). The xeric sandhill and savanna ecosystems of the south-eastern Atlantic coastal plain. USA. In: Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübel. Zürich, 68. — Garren K. H. (1943). Effects of fire on vegetation of the south-eastern United States. Bot. Rev., 9, 9. — Godron M. (1978). The degradation of biogeocoenoses in the Mediterranean region. Breakdown and restoration of ecosystems. Proc. Conf. Rehabil. severely damaged land and freshwater ecosystems temperate zones, Reykjavik, 1976. N. Y. — London. — Gordon M. D.

(1953). The Indian as an ecological factor in the Northeastern forest. Ecology, 34, 2. — Harlan I. R. (1967). A wild wheat harvest in Turkey. Archeology, 20. — Harlan I. R., Zohary D. (1966). Distribution of wild wheat and barley. Science, 153. — Harper R. M. (1912). The Hemstead plains of Long Island. Torreya, 12, 12. — Harper R. M. (1920). Limestone prairies of Wilcox Country, Alabama. Ecology, 1. — Hensel R. L. (1923). Recent studies of the effect of burning on grassland vegetation. Ecology, 4. — Hodgson A. (1968). Control burning in eucalypt forest in Victoria, Australia. J. Forest., 66. — Horton J. S., Kraebel C. J. (1955). Development of vegetation after fire in the chamise chaparral of Southern California. Ecology, 36. — Komarek E. V. (1967). Fire and the ecology of man. In: Proc. Tall Timber Fire Ecology Conference, 6. Florida. — Le Houérou H. N. (1973). Fire and vegetation in the Mediterranean basin. In: Proc. Tall Timber Fire Ecology Conference, Tallahassee. Florida. — Liacos L. G. (1973). Present studies of history of burning in Greece. In: Proc. Tall Timber Fire Ecology Conference, Tallahassee. Florida. — Medwecka-Kornas A. (1980). *Gardenia subacaulis* Stapf et Hutch. a pyrophytic suffrutex of the African savanna. Acta Bot. Acad. Sci. Hung., 26, 1—2. — Meiri A. (1959). The effect of burning on the germination of pasture plants. M. Sc. thesis. Jerusalem. — Mutch R. W. (1970). Wildland fires and ecosystems — a hypothesis. Ecology, 51, 6. — Naveh Z. (1967). Mediterranean ecosystems and vegetation types in California and Israel. Ecology, 48. — Naveh Z. (1973). The ecology of the fire in Israel. In: Proc. Tall Timber Fire Ecology Conference, Tallahassee. Florida. — Naveh Z. (1974). Effects of fire in the Mediterranean region. In: Fire and Ecosystems. N. Y.—London. — Naveh Z. (1975). The evolutionary significance of fire in the Mediterranean region. Vegetatio, 29, 3. — Naveh Z., Dan J. (1973). The human degradation of Mediterranean landscapes in Israel. In: Mediterranean Type Ecosystems. Ed. by F. di Castri and H. A. Mooney. Ecol. Stud., 7, Heidelberg, Springer. — Pase C.P., Knipe O. D. (1977). Effect of winter burning on herbaceous cover on a converted chaparral. Waterched. J. Range Manage, 30, 5. — Penfound W. T., Hathaway E. S. (1938). Plant communities in the marshlands of south-eastern Louisiana. Ecol. Monogr., 8, 1. — Penfound W. T., O'Neill M. E. (1934). Vegetation of Cat Island. Mississippi. Ecology, 15, 1. — Penfound W. T., O'Neill M. E. (1938). Plant communities in the marshlands of south-eastern Louisiana. Ecol. Monogr., 8, 1. — Perry R. A. (1960). Pasture lands of the Northern Territory, Australia. CSIRO. Land Res., Ser. 3. — Phillips J. (1974). Effects of fire in forest and savanna ecosystems of Sub-Saharan Africa. In: Fire and ecosystems. N. Y. etc. — Reynolds G. H., Bohning J. W. (1956). Effects of burning on a desert grass-shrub range in southern Arizona. Ecology, 37. — Sampson A. W. (1944). Effects of chaparral burning on soil erosion and on soil-moisture relations. Ecology, 25. — Sauer C. O. (1956). The agency of man on Earth. In: Man's role in changing the face of the Earth. (Ed. by W. L. Thomas). Chicago. — Sewell T. G. (1948). Burning of montane tussock grassland. New Zealand J. Agricult., 77, 3. — Shantz H. L. (1947). The use of fire as a tool in the management of the ranges in California. Cal. State Board of Forestry. — Shull C. A. (1921). Some changes in the vegetation of western Kentucky. Ecology, 2. — Som Dava, Srivastava M. M., Ghan Shyam. (1978). Fire resistant plants of Hardwar Shiwalik, U. P. India. Proc. II Intern. Ecol. Congr. Jerusalem. — Squtres J. W. (1947). Prescribed burning in Florida. J. Forest., 45, 11. — Swan F. R. (1970). Post-fire response of four plant communities in south-central New York State. Ecology, 51, 6. — Taylor A. R. (1973). Ecological aspects of lightning in forests. In: Proc. Tall Timber Fire Ecology Conference, Tallahassee. Florida. — Trabaud L. (1973). Experimental study on the effects of prescribed burning on a *Quercus coccifera* L. garrigue: early results. In: Proc. Tall Timber Fire Ecology Conference, Tallahassee. Florida. — Ucko P. J., Dimbleby G. W. (1969). Introduction: Context and development of studies of domestication. In: The domestication and exploitation of plants and animals. Chicago. — Vogl R. J. (1974). Effects of fire on grasslands. In: Fire and ecosystems. Ed. by T. T. Kozlowski a. C. E. Ahlgren. N. Y., Acad. Press. — Walter H. (1968). Die Vegetation der Erde. Bd. 2. Die gemässigen und arktischen Zonen. Jena. — Walter H. (1979). Vegetation of the earth and ecological systems of the geo-biosphere. N. Y. — Weawer H. (1951). Fire as an ecological factor in the south-western ponderosa pine forests. J. Forest., 49. — Wein Ross W. (1978). The role of fire in the degradation of ecosystems. Breakdown and restoration ecosystems. Proc. Conf. Rehabil. severely damaged land and freshwater ecosystems temperate zones, Reykjavik, 1976. N. Y.—London. — Whittaker R. N., Woodwell G. M. (1972). Evolution of natural communities. In: Ecosystems structure and function. Ed. by J. A. Wiens. Ann. Biol. Colloq., Oregon State Univ., 31. — Whyte R. O. (1961). Evolution of land use in south-western Asia. In: A history of land use in arid regions. UNESCO, Paris. — Zedler P. H. (1978). The respons of *Cupressus forbesii* population to wildfire. Proc. II Intern. Ecol. Congr. Jerusalem. — Zohary D. (1969). The progenitors of wheat and barley in relation to domestication and agricultural dispersal in the Old World. In: The domestication and exploitation of plants and animals. Chicago.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 1 X 1980.

SUMMARY

The regeneration of the vegetation in the community Carex pachystylis—Poa bulbosa — Ephemerae and in the plot of *Pistacia vera* which were affected by fire in summer 1978, was observed. In two years after the fire, the phytomass of the areas affected by fire was 3% less than that of non-affected ones, which is within the error of measuring. The damaged trees of pistache exhibited powerful coppice shoot growth from the dormant buds. Thus, the fire did not affect the communities destructively, and they were well preserved in a state of homeostasis, typical of them.

УДК 665.347 4 : 537.533.35 : 581.17.1

Т. К. Кашина, М. Ф. Данилова, Б. С. Мошков

УЛЬТРАСТРУКТУРА ХЛОРОПЛАСТОВ ЛИСТЬЕВ *PERILLA OCYMOIDES (LAMIACEAE)* И ФОТОПЕРИОДИЧЕСКАЯ РЕАКЦИЯ ЦВЕТЕНИЯ

T. K. KASHINA, M. F. DANILOVA, B. S. MOSHKOV. CHLOROPLAST ULTRASTRUCTURE IN THE LEAVES OF *PERILLA OCYMOIDES* (*LAMIACEAE*) AND PHOTOPERIODIC RESPONSE OF FLOWERING

Найдена корреляция между структурой тилакоидов хлоропластов развивающихся листьев *Perilla ocymoides* (0.1—58 см^2) и фотопериодическими условиями выращивания, определяющими переход растений от роста к репродукции. Тилакоиды со слабым контрастом мембран и электронноплотным содержимым (модифицированный тип) характерны для листьев растений, выращенных при непрерывном освещении и на длинном дне, тилакоиды с обычным контрастом мембран и электроннопрозрачным содержимым (регулярный тип) — для листьев растений, выращенных на коротком дне. У зрелых и стареющих листьев такая связь не наблюдается. Обсуждаются причины различий в структуре тилакоидов.

Фотопериодическая реакция цветения — способность растений переходить от роста к репродукции в зависимости от продолжительности ежесуточного освещения — стала широко изучаться начиная с классической работы W. Garner и H. Allard (1919—1920).

В настоящее время общепризнано, что основным органом, ответственным за восприятие длины дня у фотопериодически чувствительных растений, является лист. Это было впервые установлено в 1936 г. (Мошков, 1936; Чайлахян, 1936; Псарев, 1936) и многократно подтверждено позже (Zeevaart, 1957a, b; Lona, 1959, и др.).

Как известно, специфику клеток листа составляет наличие хлоропластов. Общеизвестно также, что фотопериодическая регуляция физиологических процессов зависит от определенной пигментной системы — фитохрома (Borthwick et al., 1956, и др.). По мнению некоторых авторов, не исключена возможность, что именно пигменты хлоропластов, играя роль фоторецепторов в фотосинтезе, являются также фоторецепторами и в фотопериодизме или же выполняют какую-либо другую функцию в листовой фазе фотопериодической реакции (Аксенова и др., 1973). Однако до сих пор существенные различия в ультраструктуре хлоропластов листьев с индуктивных и неиндуктивных режимов выращивания обнаружить не удалось (Bronchart et al., 1964; Dujardin, Sironval, 1968; Тагеева и др., 1969; Силаева, 1978). Поиски различий в структуре хлоропластов листьев с неиндуктивных и индуктивных режимов выращивания входили в задачу нашей работы, причем главное внимание было уделено основным структурным единицам хлоропласта — тилакоидам.

В классических работах, посвященных изучению ультраструктуры хлоропластов, тилакоид описывается как уплощенный мешочек, характеризующийся при глутар-осмиевой фиксации и обычном способе контрастирования интенсивно окрашивающимися мембранами и электроннопрозрачным внутритилакоидным пространством (Steinmann, Sjöstrand, 1955; Hodge et al., 1956; Mühlethaler, Frey-Wyssling, 1959; Menke, 1962; Фрей-Висслинг, Мюлеталер, 1968, и др.).

Позже главным образом в пластидах меристематических или очень молодых тканей обнаружили при таком же способе фиксации и контрастирования необычные тилакоиды, мембраны которых слабо окрашиваются, а внутритилакоидное пространство содержит осмиофильный материал (Srivastava, 1966; Israel, Steward, 1967; Blackwell et al., 1969; Cran, Possingham, 1974; Platt-Aloia, Thomson, 1977; Casadoro, Rascio, 1978a, и др.). В нашей работе первый тип тилакоида называется регулярным, а второй — модифицированным. К настоящему времени виды растений, обладающие тилакоидами модифицированного типа, зарегистрированы уже в 17 семействах: *Gramineae* (Ledbetter, Porter, 1970), *Arecaceae* (Wildman, Hunt, 1976), *Salicaceae*, *Euphorbiaceae*, *Lauraceae*, *Rosaceae*, *Umbelliferae*, *Solanaceae*, *Pedaliaceae*, *Acanthaceae*, *Verbenaceae*, *Labiatae*, *Oleaceae*, *Compositae*, *Orchidaceae* (Casadoro, Rascio, 1978b), *Scrophulariaceae* (Stead, Duckett, 1980), *Menyanthaceae* (M. van Steveninck, R. van Steveninck, 1980).

С явлением диморфизма тилакоидов мы встретились, изучая ультраструктуру листьев растений *Perilla ocymoides* L., содержащихся на неиндуктивных и индуктивных режимах выращивания.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ПРОВЕДЕНИЯ ОПЫТОВ

Перилла масличная *Perilla ocymoides* — типичное короткодневное растение, которое при непрерывном освещении (НО, НД) или длинном дне (ДД) всегда остается в вегетативном состоянии, а после перевода на короткий день (КД) переходит к цветению (Пельцих, 1929; Ботвиновский, 1934; Буслова, Любименко, 1937; Мошков, 1961; Zeevaart, 1969, и др.).

Семена периллы масличной сорта Новинка получены с Дальневосточной станции ВИРа. В работе рассматриваются результаты пяти опытов. Растения выращивались в лаборатории светофизиологии Агрофизического научно-исследовательского института (Ленинград) в установках с люминесцентными лампами. В основном использовали лампы типа ЛБ-40, а в одном (пятом) опыте — типа ЛФР-150. Освещенность на уровне верхушек растений составляла 4500—8000 лк. Применяли три световых режима выращивания: непрерывное освещение, длинный день — 20 ч света (с 13 до 9) и 4 ч темноты (с 9 до 13) и короткий день — 8 ч света (с 9 до 17) и 16 ч темноты (с 17 до 9). Как правило, выращивание проводили при 20—24° С, а в пятом опыте — при более высокой температуре (25—29° С). Во всех опытах, кроме первого, в каждом варианте было по 6—10 растений. Сводные данные о световых режимах выращивания и состоянии растений ко времени окончания опытов приведены в таблице. Высота растений представляет собой среднее арифметическое, а площадь листа, полученная путем обведения контуров его на миллиметровой бумаге, — площадь конкретного листа, с которого брали вырезки для электронномикроскопического изучения.

В связи с тем, что для понимания результатов опытов 4 и 5 сведения о состоянии растений ко времени перевода их с одного фотопериода на другой могут иметь принципиальное значение, приводим дополнительные данные, не вошедшие в таблицу.

В опыте 4 растения переводили с непрерывного освещения на короткий день через 40 и 48 дней. За 40 НД растения достигли в высоту 14.3 ±0.9 см, сформировали по 8 ярусов листьев, из которых листья 4-го яруса уже закончили рост. В почках этих растений находилось по 3—4 пары зачатков (9—12-го ярусов). В течение последующих 30 КД из почек вышло две пары листьев — 9-го и 10-го ярусов, над которыми появилось соцветие длиной около 3.5 см с белыми цветками и цветковыми

Характеристика растений *Perilla ocymoides*, листья которых были взяты для электронномикроскопического изучения

№ опыта	Год	Фотопериод и фаза развития растений	Общая характеристика			Площадь листьев, см²											
						боковой побег	главный побег										
						ярусы											
			возраст, дни	высота, см	число ярусов листьев	2	13	12	11	10	9	8	7	6	5	4	1
1	1976	НО, вегетативный рост	67	Растения были декапитированы над 4-м ярусом листьев		27.0											
		30 НД+30 КД+7 НД, цветение	67			25.0											
2		НО, вегетативный рост	66	14.6±0.3	8—9							0.11	4.5	42.0		89.0	
3	1978	НО, вегетативный рост	60	16.0	10	0.8; 1.5; 2.5						16.5			51.0		5.0
4		НО, вегетативный рост	70	43.0±1.3	12			0.36	2.0	5.0; 8.5	23.0; 58.0					142.0	8.5
		48 НД+22 КД, бутонизация	70	50.9±0.5	11				0.14; 0.8		56.0						
		40 НД+30 КД, цветение	70	33.7±1.6	10					1.6; 3.5	21.0					158.0	
5	1979	ДД, вегетативный рост	86	60.5±2.4	13		0.5							52.0			
		26 ДД+60 КД, плодоношение	86	33.5	8									36.0			
		26 ДД+20 КД+40 ДД, израстание	86	36.9±1.8	8—9								22.0				

почками. Зачатки 11—12-го ярусов, по-видимому, дифференцировались в брактеи.

За 48 НД растения достигли в высоту 19.6 ±0.7 см и сформировали по 9 ярусов листьев, причем последние были длиной около 1.5 см. В течение последующих 22 КД из почек вышло две пары листьев — 10-го и 11-го ярусов, над которыми появился зачаток соцветия длиной 4—7 мм.

Для электронномикроскопического изучения у зацветающих (48 НД+ +22 КД) и цветущих (40 НД+30 КД) растений брали листья тех же ярусов, что и у растений с непрерывного освещения, за исключением листьев 1-го яруса, которые уже опали, и листьев 12-го яруса, в этом варианте не сформировавшихся.

В опыте 5 растения переводили с длинного дня на короткий день через 26 дней. К этому времени они достигли 6.5 см в высоту и сформировали по 5 ярусов листьев. В почках этих растений находилось по 3—4 пары зачатков (6—9 ярусы). Ко времени окончания опыта растения, получившие 26 ДД+60 КД, отцвели, завязали семена и завершали свой онтогенез.

Растения, получившие 26 ДД+20 КД, достигли 19.3±0.4 см в высоту, сформировали по 8—9 ярусов листьев и зачатки соцветий. В течение следующих 40 ДД они отцвели, завязали семена и вновь вернулись к вегетативному росту: у них появились израстания главных и боковых побегов.

Для электронномикроскопического изучения во всех вариантах брали листья 6—7-го ярусов. Эти листья, вышедшие из почек и развившиеся на длинном дне, были к моменту окончания опыта светло-зелеными, а вышедшие из почек и развившиеся на коротком дне стали жесткими, скрученными, готовыми к опадению. Листья, развившиеся на коротком дне, после возврата растений на длинный день еще увеличились в размерах и приобрели темно-зеленую окраску.

Методика обработки материала для электронномикроскопического изучения

Во всех опытах образцы ткани для фиксации (вырезки из нижней трети листа, между боковыми жилками, а иногда и почки) брали во время светового периода. В большинстве случаев фиксацию проводили 3% раствором глутарового альдегида на 0.1 *M* фосфатном буфере при pH 7.2 с 2.5% сахарозой в течение 3.5—5 ч на холоду (опыты 2 и 4) или 1—4 ч в тепле (опыты 1 и 5). Затем образцы промывали фосфатным буфером с тем же pH и дополнительно фиксировали в 2% OsO_4 на фосфатном буфере при pH 8.1 с 2.5% сахарозой в течение 15 ч на холоду или 2—3 ч в тепле. В опыте 3 фиксацию проводили по методике R. Salema и I. Brandao (1973) в тепле при постепенном изменении pH растворов (8.2, 7.4, 6.8, 6.9). Далее во всех опытах материал обезвоживали в 30, 50 и 70% спирте, выдерживали в 1% растворе уранилацетата в 70% спирте в темноте (кроме опыта 5) и далее обезвоживали в спиртах возрастающей концентрации и ацетоне. В качестве заливочной среды использовали эпон и аралдит.

Срезы получали с помощью ультратома Reichert, контрастировали на сеточках уранилацетатом и цитратом свинца или одним цитратом свинца. Наблюдения и съемку проводили на электронных микроскопах Tesla BS 500 и JEM 7A в лаборатории морфологии и анатомии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Для каждого из перечисленных вариантов сделаны обзорные снимки поперечного среза листовой пластинки, а также отдельных клеток мезофилла и эпидермы и их фрагментов.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Структура тилакоидов хлоропластов листьев растений, находящихся в вегетативном состоянии (НО, опыты 1—4; ДД, опыт 5)

При выращивании растений на непрерывном освещении хлоропласты молодых листьев периллы масличной (8-го и 7-го ярусов площадью 0.11 и 4.5 см^2 из опыта 2; 2-го яруса площадью 0.8, 1.5 и 2.5 см^2 с боковых побегов и 8-го и 5-го ярусов площадью 16.5 и 51 см^2 с главного побега из опыта 3; 12, 11, 10 и 9-го ярусов площадью 0.36, 2,5 и 8.5; 23 и 58 см^2 из опыта 4) имели одну общую черту — заполненность полостей тилакоидов сильноосмирующимся веществом и слабую контрастность ограничивающих их мембран (рис. 1, 2, *а* — см. вклейки). Такая структура тилакоидов была характерна не только для всех хлоропластов палисадной и губчатой паренхимы, но и для большинства хлоропластов основных клеток эпидермы, отличающихся наличием ограниченных мембраной включений, которые частично трансформируются в тилакоиды (рис. 3, *а*). Эти включения сходны с включениями, описанными в литературе под названием «предтилакоидных» (Israel, Steward, 1967), или «плотных», тел (Pellegrini, Gerola, 1969). У периллы масличной они сохраняются в эпидерме в течение всей жизни листа.

При выращивании растений на длинном дне (опыт 5) хлоропласты зачатков листьев, развивающихся листьев (13-й ярус, 0.5 см^2) и молодых сформированных листьев (6-й ярус, 52 см^2) обнаруживают такую же структуру тилакоидов, как и при непрерывном освещении.

В отличие от развивающихся и молодых сформированных листьев у зрелых и стареющих листьев были найдены оба типа структуры тилакоидов. Так, в опыте 3 у пожелтевшего листа (5 см^2) в уже отмирающих хлоропластах тилакоиды имели слабоконтрастные мембраны и электронноплотный материал между ними (рис. 2, *б*). В опыте 4 как у пожелтевшего (1-й ярус, 8.5 см^2), так и у зеленого (4-й ярус, 142 см^2) листьев мембраны тилакоидов хлоропластов обладали обычным контрастом, а полости их были электроннопрозрачными. Иногда оба типа структуры тилакоидов можно было наблюдать в одном и том же листе (6-й ярус, 42 см^2, опыт 2). Старые листья, как правило, фиксируются хуже, чем молодые, и поэтому о структуре их тилакоидов не всегда можно судить однозначно, в частности так было в опытах 1 и 2.

Структура тилакоидов хлоропластов листьев зацветающих (48 НД+22 КД, опыт 4), цветущих (40 НД+30 КД, опыт 4) и плодоносящих (26 ДД+60 КД, опыт 5) растений

У зацветающих и цветущих растений периллы масличной хлоропласты всех листьев, сформировавшихся в условиях короткого дня, а именно листьев 11-го яруса площадью 0.14 и 0.8 см^2 (рис. 4 — см. вклейку), листьев 10-го яруса площадью 1.6 и 3.5 см^2 и листьев 9-го яруса площадью 21 и 56 см^2 (рис. 5 — см. вклейку), имели одинаковую структуру тилакоидов. Во всех этих листьях тилакоиды характеризовались обычным контрастом мембран и электроннопрозрачным содержимым внутритилакоидных полостей. Хлоропластам основных клеток эпидермы этих листьев, отличающимся наличием ограниченных мембраной включений, была свойственна такая же структура тилакоидов, как и хлоропластам палисадной и губчатой паренхимы (рис. 3, *б*).

В отличие от листьев, которые формировались в условиях короткого дня, у листьев, закончивших рост до начала воздействия короткого дня (4-й ярус, 158 см^2), имелись хлоропласты как с электронноплотным, так и электроннопрозрачным содержимым тилакоидов, причем они иногда находились рядом в одной клетке.

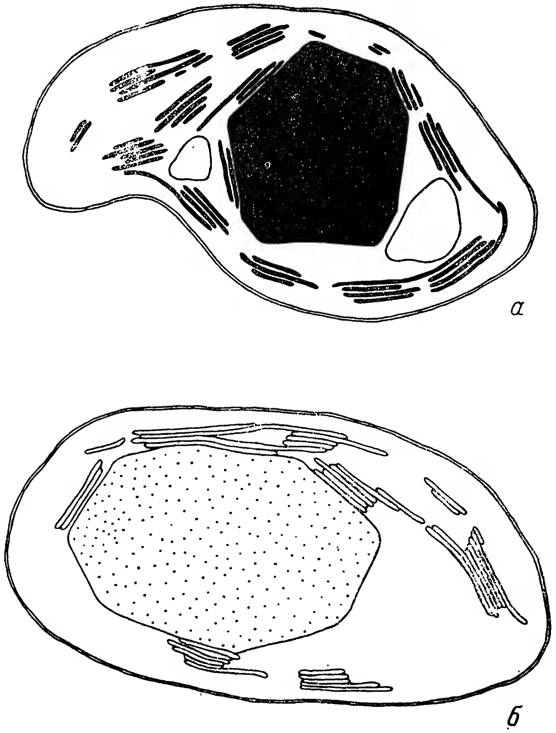


Рис. 3. Хлоропласты основных клеток эпидермы листьев *Perilla ocymoides*, развивавшихся в условиях непрерывного освещения и короткого дня.

При непрерывном освещении (*а*) содержимое включения и внутритилакоидное пространство, как правило, электронноплотные, в строме пластиды видны крахмальные зерна. На коротком дне (*б*) содержимое включения и внутритилакоидное пространство электроннопрозрачные, а ограничивающие их мембраны обладают обычным контрастом.

У растений с созревающими семенами (26 ДД+60 КД, опыт 5) тилакоиды хлоропластов готовых опасть скрученных листьев (6-й ярус, 36 см^2) обладали слабым контрастом мембран и электронноплотным содержимым.

Структура тилакоидов хлоропластов листьев индуцированных растений, переведенных на непрерывное освещение (опыт 1) или на длинный день (опыт 5)

У цветущих растений, переведенных на непрерывное освещение (30 НД+30 КД+7 НД, опыт 1), хлоропласты листьев (25 см^2, с боковых побегов) имеют тилакоиды, характеризующиеся обычным контрастом мембран и электроннопрозрачным содержимым.

У растений с созревающими семенами и израстающими верхушками главных и боковых побегов (26 ДД+20 КД+40 ДД, опыт 5) листья 7-го яруса, вышедшие из почек и развившиеся на коротком дне, а на длинном дне еще увеличившиеся в размерах и приобретшие темно-зеленую окраску, имеют тилакоиды с обычным контрастом мембран и электроннопрозрачным содержимым.

Таким образом, листья цветущих и израстающих растений, получивших 30 и 20 КД соответственно, после перевода их в неиндуктивные условия выращивания (на непрерывное освещение или длинный день) обнаруживают такой же тип структуры тилакоидов, который свойствен развивающимся листьям растений, находящихся на коротком дне.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Сущность полученных результатов заключается в том, что в серии молодых листьев периллы масличной — классического объекта для изучения фотопериодической регуляции цветения — обнаружена корреляция между фотопериодическими условиями выращивания растений и типом структуры тилакоидов всех хлоропластов мезофилла и большинства хлоропластов эпидермы. Это дает основание для обсуждения физиологического смысла найденных различий.

При выращивании periллы масличной в условиях непрерывного освещения или длинного дня растения всегда находились в вегетативном состоянии, и во всех молодых развивающихся листьях этих растений все хлоропласты (в клетках мезофилла во всяком случае) имели один и тот же модифицированный тип структуры тилакоидов.

При выращивании периллы масличной сначала на непрерывном освещении (40—48 дней), а затем на коротком дне (30—22 дня) растения перешли к репродукции и во всех развивавшихся на коротком дне листьях все хлоропласты приобрели другой — регулярный — тип структуры тилакоидов.

Возникает вопрос, не связана ли стабилизация только одного из двух альтернативных состояний тилакоидов в хлоропластах листьев, развивавшихся на определенном фотопериоде, с индукцией (или торможением) репродуктивного развития? Некоторые данные говорят в пользу этого. Так, из экспериментальных работ физиологов известно, что молодые листья периллы масличной, находящейся на неиндуктивном режиме выращивания, так сильно тормозят цветение, что могут нейтрализовать действие индуцированных листьев и вызвать возврат растений к вегетативному росту (Lona, 1959; Мошков, 1961; Zeevaart, 1969, и др.). Можно вследствие этого предположить, что ингибирование цветения молодыми листьями на непрерывном освещении и длинном дне каким-то образом связано с присутствием в их хлоропластах тилакоидов модифицированного типа. Это предположение находит далее подтверждение в том, что в молодых листьях, развивающихся на индуктивном режиме, происходит стабилизация другого, регулярного типа структуры тилакоидов и, наконец, в том, что регулярный тип тилакоидов наблюдается и у листьев индуцированных растений, переведенных на неиндуктивный фотопериод (НО, ДД, опыты 1, 5).

Известно, что как у короткодневных, так и у длиннодневных растений в условиях неблагоприятной длины дня листья являются источником ингибиторов цветения. В опытах с прививками растений из разных фотопериодических групп доказана общность природы их ингибиторного комплекса (Lang, 1965; Аксенова и др., 1980). Это предполагает и универсальность структур, к которым приурочена выработка ингибиторов. Среди видов растений, у которых обнаружен модифицированный тип тилакоидов, есть и короткодневные (*Nicotiana tabacum*, *Helianthus annuus*, *Sesamum indicum*, *Perilla ocymoides*), и длиннодневные (*Phleum pratensis*, *Populus tremuloides*), и нейтральные (*Coleus blumei*). Распространение тилакоидов модифицированного типа среди растений всех основных фотопериодических групп может рассматриваться как косвенное свидетельство в пользу их участия в механизме регуляции цветения. При этом наличие их у колеуса — нейтрального растения, переходящего к цветению независимо от длины дня, — наводит на мысль, что этот механизм не является специфичным для фотопериодической регуляции цветения, а носит более универсальный характер.

Известно также, что фотопериодическое воздействие влияет не только на зацветание растений, но и на другие процессы, связанные с регуляцией роста и морфогенеза (формирование клубней, корнеплодов и луковиц, изменение интенсивности и формы роста, наступление периодов покоя и листопада, развитие мезофитных или суккулентных листьев, рост корней, омоложение и т. д. — Garner, Allard, 1923; Мошков, 1961, и др.). В связи с этим нельзя исключить предположение о том, что перестройка структуры тилакоидов под влиянием короткого дня есть фотопериодическая реакция, хотя и происходящая одновременно с инициацией цветения, но не зависящая от нее.

Для периллы масличной в условиях непрерывного освещения или длинного дня характерно длительное формирование структуры листа (Кашина, 1976), что вообще типично для мезофитов (Василевская, 1950).

Короткий день, как известно из литературы (Буслова, Любименко, 1937; Мошков, 1961; Jacobs, Raghavan, 1962; Nougarède et al., 1964; Ермолаева, Козлова, 1970, и др.) и вновь подтверждено в опыте 4, приводит к прекращению заложения зачатков листьев в точках роста, сокращению прироста площади уже имеющихся листьев, особенно листьев верхних ярусов, и ускорению их внутренней дифференцировки. Так, у растений, получивших 30 КД, листья 10-го яруса площадью всего 1.6 и 3.5 см^2 выглядят полностью сформированными, в то время как при непрерывном освещении листья этого же яруса будучи вдвое больше по площади (5 и 8.5 см^2) все еще остаются ювенильными. Число хлоропластов, а также их размеры в клетках мезофилла у растений, получивших 30 КД, в 1.5—2 раза больше, чем в листьях того же яруса у растений непрерывного освещения.

Таким образом, у периллы масличной листья одного и того же хронологического возраста при непрерывном освещении (когда в их хлоропластах, как установлено нами, имеются тилакоиды только модифицированного типа) быстро растут и медленно дифференцируются, а на коротком дне (когда в их хлоропластах имеются тилакоиды только регулярного типа) прекращают рост и ускоряют дифференциацию.

Выше уже отмечалось, что структура тилакоидов модифицированного типа, которая в наших опытах каким-то образом связана с сохранением ювенильности листа периллы масличной, считается характерной именно для меристематических или очень молодых тканей: камбия, клеток культуры ткани, каллуса, верхушек побегов, молодых листьев и плодов, причем к настоящему времени она обнаружена уже у представителей 17 семейств. Это дает основание предполагать, что трансформация тилакоидов является одним из звеньев универсального механизма регуляции процессов морфогенеза, который у периллы контролируется фотопериодом. Такой подход может способствовать, в частности, и выяснению вопроса о том, почему у сформированных и стареющих листьев периллы масличной больше не наблюдается корреляции между типом структуры тилакоидов и фотопериодическими условиями выращивания.

Одновременное присутствие тилакоидов обоих типов в одних и тех же листьях, а иногда даже у рядом лежащих хлоропластов одной и той же клетки обнаружено как у периллы масличной (в заканчивающих рост и стареющих листьях), так и у тимофеевки (Ledbetter, Porter, 1970), подсолнечника (Rascio et al., 1979), нимфейника (M. van Steveninck, R. van Steveninck, 1980) и других видов. Этот факт наряду с массовым переходом тилакоидов модифицированного типа в регулярный, и наоборот, и подводит к представлению о лабильности структурно-функционального состояния тилакоидов. Переход тилакоидов модифицированного типа в регулярный, кроме периллы масличной, обнаружен также в хлоропластах кунжута (Platt-Aloia, Thomson, 1977) и нимфейника (M. van Steveninck, R. van Steveninck, 1980) и в этиопластах подсолнечника (Rascio et al., 1979). Обратный переход — от регулярного типа к модифицированному — удалось вызвать в хлоропластах *Parietaria officinalis* при культивировании растений на растворе Кнопа при избытке ионов Ca^{2+} (Chevalier et al., 1969) и в хлоропластах *Acanthus mollis* при выдерживании листьев в атмосфере при снижении содержания CO_2 ниже компенсационной точки (Tripodi, 1980). Не вызывает сомнения, что именно подвижность структуры тилакоидов является основой их стабилизации при разных режимах выращивания. К сожалению, динамика изменения типа структуры тилакоидов во времени рассматривается только в одной работе (Rascio et al., 1979), посвященной трансформации этиопластов в хлоропласты в семядолях подсолнечника. При фиксации перед началом непрерывного освещения и через 6, 12, 24, 48 и 72 ч НО было выявлено, что переход тилакоидов от модифицированного к регулярному типу осуществляется через 48 ч НО.

В нашей работе временно́й аспект трансформации тилакоидов не изучался. Как уже сообщалось, в опыте 4 при фиксации растений в одно и то же время (с 11.30 до 14 ч светового периода) во всех молодых листьях варианта КД наблюдали регулярный тип структуры тилакоидов, а у варианта с непрерывным освещением — модифицированный. Исходя из гипотезы биологических часов Э. Бюннинга (1961, 1964), можно предположить, что в варианте КД биологические часы в это время должны были находиться в фазе релаксации, а при непрерывном освещении они должны были остановиться в фазе напряжения. Поэтому не исключено, что наблюдаемые нами альтернативные типы тилакоидов могли быть как-то связаны с фазами эндогенного ритма.

Для дальнейшего развития изложенных представлений необходимы данные о структуре и функциональном состоянии мембран, а также о природе электронноплотного содержимого модифицированных тилакоидов. Некоторый вклад в эту проблему уже внесен рядом исследований. В частности, важное уточнение сделано относительно структуры мембран модифицированных тилакоидов. Первоначально высказывали предположение, что «негативный» вид мембран — следствие их дефектной молекулярной организации (Salema, Abreu, 1972; Damsz, Mikulska, 1976; Platt-Aloia, Thomson, 1977). Позже показали, что подобная структура мембран не изменяется во время перестройки этиопласта в хлоропласт и способна к нормальному включению пигментов хлорофилла (Casadoro, Rascio, 1978b). Оказалось, что это обычные трехслойные мембраны, свойственные хлоропластам, только с более широкой электроннопрозрачной зоной, ограниченной двумя более узкими электронноплотными линиями (Israel, Steward, 1967; Casadoro, Rascio, 1978b).

Относительно природы содержимого тилакоидов существуют два представления. Согласно одному из них, локулы тилакоидов содержат липопротеиды, представляющие собой запасной продукт для построения мембран развивающейся системы тилакоидов (Salema, Abreu, 1972; Damsz, Mikulska, 1976, и др.); согласно другому, локулы тилакоидов заполнены главным образом веществами фенольной природы — полифенолами, принимающими участие в фотосинтезе или служащими посредниками в разных метаболических процессах (M. van Steveninck, R. van Steveninck, 1980). Наличие таких существенных разногласий говорит о том, что проблема еще находится в стадии разработки. Необходимы дальнейшие исследования как для установления химической природы веществ, заполняющих полости тилакоидов, так и для выяснения функционального смысла перехода тилакоидов из одного состояния в другое.

Авторы благодарят М. Н. Телепову за помощь в проведении фиксаций, а А. А. Иоффе и С. Л. Пумпянскую — за участие в обсуждении полученных результатов.

ЛИТЕРАТУРА

Аксенова Н. П., Баврина Т. В., Константинова Т. Н. (1973). Цветение и его фотопериодическая регуляция. М., Наука. — Аксенова Н. П., Баврина Т. В., Константинова Т. Н. (1980). Взаимодействие органов в регуляции цветения растений. Физиол. раст., 27, 5. — Ботвиновский В. В. (1934). О фотопериодической реакции у *Perilla ocymoides* L. Бот. ж., 19, 1. — Буслова Е. Д., Любименко В. Н. (1937). О влиянии световой индукции на развитие *Perilla ocymoides* L. ДАН СССР, 14, 3. — Бюннинг Э. (1961). Ритмы физиологических процессов. М., ИЛ. — Бюннинг Э. (1964). Суточные ритмы и измерение времени при фотопериодических реакциях. В кн.: Биологические часы. М., Мир. — Василевская В. К. (1950). Изучение онтогенеза как один из методов экологической анатомии. Пробл. бот., 1. — Ермолаева Е. Я., Козлова Н. А. (1970). О роли листьев при переходе растений к цветению. В кн.: Онтогенез высших растений. Ереван, Изд. АН АрмССР. — Кашина Т. К. (1976). Онтогенез листа *Perilla ocymoides* L. (*Labiatae*). Бот. ж., 61, 4. — Мошков Б. С. (1936). Роль листьев в фотопериодической реакции растений. Соц. растениеводство, сер. А, 17. — Мошков Б. С. (1961). Фотопериодизм растений. М., Сельхозгиз. — Пельцих Л. А. (1929). Несколько опытов с укорачиванием «рабочего дня» растений. Науч.-агроном. ж., 2. — Псарев Г. М. (1936). О локализации фотопериодического стимула у сои. Сов. бот., 3. — Силаева А. М. (1978). Структура хлоропластов и факторы среды. Киев, Наукова думка. — Тагеева С. В., Генерозова И. П., Бакеева Л. Е. (1969). Особенности ультраструктуры пластид в тканях растений, связанных с восприятием фотопериодического воздействия. Изв. АН СССР, сер. биол., 4. — Фрей-Висслинг А., Мюлеталер К. (1968). Ультраструктура растительной клетки. М., Мир. — Чайлахян М. Х. (1936). О механизме фотопериодической реакции. ДАН СССР. нов. сер., 1, 2. — Blackwell S. I., Laetsch W. M., Hyde B. B. (1969). Development of chloroplast fine structure in aspen tissue culture. Amer. J. Bot., 56, 4. — Borthwick H. A., Hendricks S. B., Parker M. W. (1956). Photoperiodism. Rad. Biol., 3, 10. — Bronchart R., Firket H., Simar L. (1964). Ultrastructure du chloroplaste en fonction de la photoperiode chez le *Perilla nankinensis* (Lour.) Decne. (Labiees). C. R. Acad. Sci., Paris, 259, 22. — Casadoro G., Rascio N. (1978a). Chloroplast ontogenesis in *Helianthus annuus* L. Protoplasma, 97, 2—3. — Casadoro G., Rascio N. (1978b). Thylakoid membranes in sunflower and other plants. J. Ultrastruct. Res., 65, 1. — Chevalier S., Baccou M. J.-C., Sauvaire Y. (1969). Influence d'un excès de calcium sur la structure et le fonctionnement des chloroplastes du *Parietaria officinalis* L. C. R. Acad. Sci., Paris, 269, 17. — Cran D. G., Possingham J. V. (1974). Plastid thylakoid formation. Ann. Bot., 38, 157. — Damsz B., Mikulska E. (1976). Ontogenesis of photosynthetic membranes in the plastids of *Cattleya* sp. leaves grown in the light. Biochem. Physiol. Pflanzen, 169, 3. — Dujardin E., Sironval C. (1968). On the influence of daylength on spinach cloroplasts. Physiol. Veg., 6, 4. — Garner W. W., Allard H. A. (1919—1920). Effect of the relative lenght of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. J. Agricult. Res., 18, 11. — Garner W. W., Allard H. A. (1923). Further studies in photoperiodism, the response of the plant to relative lenght of day and night. J. Agricult. Res., 23, 11. — Hodge A. J., McLean J. D., Mercer F. V. (1956). A possible mechanism for the morphogenesis of lamellar systems in plant cells. J. Biophys. Biochem. Cytol., 2, 5. — Israel H. W., Steward F. C. (1967). The fine structure and development of plastids in cultured cells of *Daucus carota*. Ann. Bot., N. S., 31, 121. — Jacobs W. P., Raghavan V. (1962). Studies of the floral histogenesis and physiology of *Perilla*. I. Quantitative analysis of flowering in *P. frutescens* (L). Britt. Phytomorphology, 12, 2. — Lang A. (1965). Physiology of flower initiation. In: Encyclopedia of plant physiology, 15, 1. — Ledbetter M. C., Porter K. R. (1970). Introduction to the fine structure of plant cells. Berlin etc. Springer-Verlag. — Lona F. (1959). Results of twelve years of work on the photoperiodic responses of *Perilla ocymoides*. Proc., ser. C, 62, 3. — Menke W. (1962). Structure and chemistry of plastids. Ann. Rev. Plant Physiol., 13. — Mühlethaler K., Frey-Wyssling A. (1959). Entwicklung und Structur der Proplastiden. J. Biophys. Biochem. Cytol., 6, 3. — Nougarède A., Bronchart R., Bernier G., Rondet P. (1964). Comportement du meristeme apical du *Perilla nankinensis* (Lour.) Decne en relation avec les conditions photoperiodiques. Rev. gen. bot., 71, 841. — Pellegrini S., Gerola F. M. (1969). Chloroplasts with on «opaque body» in basil (*Ocymum basilicum* L.). J. Submicr. Cytol., 1, 1. — Platt-Aloia K. A., Thomson W. W. (1977). Chloroplast development in young sesame plants. New Phytol., 78, 3. — Rascio N., Casadoro G., Chio L. D. (1979). Etioplast — chloroplast transformation in sunflower cotyledons. Protoplasma, 100, 1. — Salema R., Abreu I. (1972). Development of photosynthetic lamellae in *Phyllanthus nivosus* Bull. Broteria, 41, 3—4. — Salema R., Brandao I. (1973). The use of pipes buffer in the fixation of plant cells for electron microscopy. J. Submicr. Cytol., 5, 1. — Srivastava L. (1966). On the fine structure of the cambium of *Fraxinus americana* L. J. Cell Biol., 31, 1. — Stead A. D., Duckett I. G. (1980). Plastid ontogeny in the corolla cells of *Digitalis purpurea* L. cv. Foxy. Ann. Bot., 46, 5. — Steinmann E., Sjöstrand F. S. (1955). The ultrastructure of chloroplasts. Exp. Cell Res., 8, 15. — Tripodi G. (1980). Negative staining of chloroplast lamellae in *Acanthus* leaves below the compensation point. Protoplasma, 103, 2. — Steveninck, van M. E., Steveninck, van R. F. M. (1980). Plastids with densely staining thylakoid contents in *Nymphoides indica*. I. Plastid development. II. Characterization of stainable substance. Protoplasma, 103, 4. — Wildman R. B., Hunt P. (1976). Phytoferritin associated with yellowing in leaves of *Cocos nucifera* (*Arecaceae*). Protoplasma, 87, 1—3. — Zeevaart J. A. D. (1957a). Studies on flowering by means of grafting. I. Photoperiodic induction as an irreversible phenomenon in *Perilla*. Proc., ser. C, 60, 3. — Zeevaart J. A. D. (1957b). Studies on flowering by means of grafting. II. Photoperiodic treatment of detached *Perilla* and *Xanthium* leaves. Proc., ser. C, 60, 3. — Zeevaart J. A. D. (1969). *Perilla*. In: The induction of flowering. Ed. by L. T. Evans. Ithaca, N. Y. Cornell Univ. Press.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Агрофизический научно-исследовательский институт,
Ленинград.

Получено 23 II 1981.

SUMMARY

Two types of thylakoids in leaf chloroplasts have been observed under controlled photoperiod. The first type is characterized by the electron-transparent content and normally stained membranes (regular type) and the second one is distinguished by the electron-dense content and lightly stained membranes (modified type).

Dimorphism of the thylakoids in developing leaves (0.1—58 cm^2) was correlated with photoperiodic conditions, whereas the correlation has not been observed in the mature and senescent leaves. A possible connection between the thylakoid structure and photoperiodic response of flowering is discussed.

УДК 581.3 : (582.671.12+522.671.16)

Т. Б. Батыгина, И. И. Шамров

ЭМБРИОЛОГИЯ НИМФЕЙНЫХ И ЛОТОСОВЫХ.

I. РАЗВИТИЕ ПЫЛЬНИКА

T. B. BATYGINA, I. I. SHAMROV. THE EMBRYOLOGY OF *NYMPHAEALES* AND *NELUMBONALES*. I. THE DEVELOPMENT OF THE ANTHER

Обсуждены вопросы классификации типов формирования стенки пыльников покрытосемянных растений. В связи с отсутствием единой терминологии, используемой при описании генезиса пыльников, предлагается ряд терминов.

Сравнительное изучение развития и строения пыльников у различных видов нимфейных и лотосовых на основании собственных и литературных данных позволило выявить общность и специфику их генезиса. Черты сходства проявляются в том, что развитие стенки пыльника происходит центростремительно по типу Umbelliferae. Сформированная стенка пыльника представлена кутинизированной эпидермой, эндотецием, средними слоями и тапетумом. Тапетум секреторного типа. В процессе мейоза формируются тетраэдрические или изобилатеральные тетрады микроспор. Различия касаются числа средних слоев в стенке пыльника, строения клеток тапетума, строения эндотеция в зрелом пыльнике, типа формирования тетрад микроспор, строения зрелой пыльцы, типа вскрывания пыльников и др. Внесены некоторые коррективы в характеристику микроспорангия — всем изученным видам присущ только секреторный тип тапетума, в ходе развития пыльцы и в зрелом пыльцевом зерне у ряда видов обнаруживается большое количество крахмала. Представленные признаки в совокупности с другими могут быть использованы в целях систематики.

Нимфейные в связи с их положением в филогенетической системе издавна привлекают внимание исследователей (Trécul, 1845; Bailon, 1872; Caspary, 1891; Chifflot, 1902; Cook, 1909; Li, 1955; Мейер, 1960; Турдиев, 1960; Wheeler, Lye, 1975, и др.). Они представляют большой интерес также потому, что сочетают в себе признаки как двудольных, так и однодольных.

До настоящего времени дискуссионными остаются вопросы систематики и филогении отдельных таксонов нимфейных (Батыгина и др., 1980). Имеется большое число работ, касающихся анатомии и морфологии вегетативных и генеративных структур этой группы растений (Moseley, 1958, 1961; Меликян, 1964; Виноградов, 1967; Pillai, Kavathekar, 1975; Heel, 1977; Schneider, 1978, и др.). Однако есть еще такие таксоны, по которым почти отсутствуют данные по эмбриологии. Так, нет эмбриологических сведений по *Barclaya*, фрагментарны они по *Ceratophyllum* и *Cabomba*. Наиболее полно изучена эмбриология представителей сем. *Nymphaeaceae*, между тем и в этом семействе исследовано лишь незначительное число видов, причем генезис отдельных структур не прослежен. Несмотря на большое число работ, посвященных эмбриогенезу нимфейных, строение зародыша до сих пор остается дискуссионным (Батыгина, 1981). В литературе отсутствуют данные о развитии пыльника у *Nuphar lutea*, а сведения о развитии женской генеративной сферы этого вида весьма фрагментарны. У большинства видов нимфейных не рассматриваются вопросы сопряженного развития спорогенной ткани и стенки пыльника. Между тем ряд исследователей (Батыгина, 1974; Heslop-Harrison, 1980; Reznickova, Willemse, 1980, и др.) показали важность такого подхода для понимания механизма дифференциации отдельных структур (образование тапетальной пленки и экзины у пыльцевого зерна, миграция генеративной клетки и ядра вегетативной клетки относительно апертуры и дегенерация различных слоев стенки пыльника и т. д.).

На основании детального изучения генезиса мужских спорангиев у злаковых и вересковых с учетом литературных данных и анализа основных понятий, употребляемых при описании этого процесса, была предложена классификация типов формирования стенки мужского спорангия покрытосемянных (Батыгина и др., 1963). При использовании морфогенетического критерия и объединении в общей системе центробежного (Warming, 1873) и центростремительного (Carniel, 1961) характера развития стенки микроспорангия в этой классификации были выделены четыре типа формирования стенки микроспорангия цветковых растений, и не исключена возможность существования переходных типов. Позднее G. Davis (1966) предложила свою классификацию развития стенки пыльника, в основу которой также был положен ключ центробежной и центростремительной направленности ее развития. Тип двудольных и тип однодольных классификации Davis соответствуют типам Solanaceae и Umbelliferae нашей классификации. Davis считает, что тапетальный слой стенки пыльника всегда производный париетального слоя, поэтому она не вводит в свою систему типы Ericaceae и Ranunculaceae из нашей классификации. Можно предположить, однако, что дальнейшие исследования пыльников различных покрытосемянных подтвердят необходимость их признания.

В ряде работ (Батыгина и др., 1963; Батыгина, Алимова, 1963; Батыгина, 1974) на примере развития микроспорангия пшеницы впервые было показано, что спорогенные клетки каждого микроспорангия на первых этапах развития окружены кольцом клеток, имеющих двойственное происхождение. Они образуются за счет деления париетальной клетки, производной археспория, и из прилегающих клеток меристемы, расположенных со стороны связника. В ходе дальнейшего развития производные клеток этого кольца (эндотеций, средний слой и тапетум) окружают спорогенную ткань со всех сторон, что подтвердили и другие исследователи (Periasamy, Swamy, 1966; Якобсон, 1968; Камелина, 1980, и др.). В связи с этим мы хотели бы обратить внимание на появление в литературе не совсем точных и удачных, на наш взгляд, терминов — «наружный тапетум» (слой клеток с внешней стороны стенки пыльника) и «внутренний тапетум» (со стороны связника) (Periasamy, Swamy, 1966, и др.), «диморфный тапетум» (Орел, Жакова, 1976, и др.). Во-первых, определение «наружный» и «внутренний» обычно применяют к одноименным слоям стенки пыльника. Например, если тапетум стенки пыльника двуслойный, то один из его слоев, находящийся рядом со средним слоем, является наружным, а второй, примыкающий непосредственно к спорогенной ткани со всех сторон гнезда, внутренним слоем тапетума. Поэтому введение одинаковых терминов для разных понятий может внести путаницу при изложении. Во-вторых, пока еще трудно определить границы клеток в кольце, т. е. точно указать, какая часть его клеток является производной париетального слоя и какая — производной прилегающей меристемы со стороны связника. К тому же в ходе развития в самих слоях возможны морфологические перестройки.

В настоящей работе мы не будем подробно останавливаться на разборе классификации, предложенной Davis, так как предполагаем посвятить этому вопросу специальное исследование. Отметим, однако, что придавать некоторым из выделенных ею типов систематическую значимость вряд ли возможно, поскольку, согласно ее классификации, как это указывает и сама автор, в тип однодольных попадают и ряд двудольных растений, и наоборот. Кроме того, для представителей одного семейства она отмечает разные типы формирования стенки пыльника. Следует заметить, что в последнее время некоторые исследователи (Кордюм, 1978, и др.), используя классификацию Davis, недостаточно точно интерпретируют как саму классификацию, так и применяемую автором терминологию, что также вносит в развитие этой области эмбриологии определенные затруднения.

Поскольку развитие тычинки, пыльника и микроспорангия — это единый процесс развития целостной сложной системы, обладающей на каждом уровне специфическими и в то же время общими регуляторными механизмами и, следовательно, своими и в определенной степени общими путями эволюционных преобразований, необходимо, вероятно, учитывать это обстоятельство при разработке последующих классификаций развития стенки пыльника, вводя в них дополнительные признаки.

Поскольку отсутствие единой терминологии становится также большим тормозом для развития наших представлений о способах развития пыльников покрытосемянных (Батыгина и др., 1963; Якобсон, 1968; Green, 1980), то прежде чем перейти к описанию экспериментальных данных, мы предлагаем следующую терминологию, которую будем использовать в работе:

Археспорий — ткань, производная меристемы пыльника;

Париетальный слой — слой, производный археспория и находящийся между эпидермой и спорогенной тканью;

Сформированный пыльник — пыльник, в котором имеется сформированная стенка;

Сформированная стенка пыльника — стенка пыльника, характеризующаяся окончательным определенным числом и строением слоев, специфичных для каждого таксона;

Зрелый пыльник — пыльник в момент вскрывания;

Стенка зрелого пыльника — стенка пыльника в момент вскрывания.

Настоящее исследование посвящено сравнительному изучению развития и строения пыльников различных нимфейных. Более детально генезис пыльника будет рассмотрен у *Cabomba caroliniana*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали в Ленинградской обл. (*Nuphar lutea*) и в оранжереях БИН АН СССР и ЛГУ (*Barclaya longifolia* и *Cabomba caroliniana*) в течение 1976—1980 гг. Для фиксации использовали одну из модификаций смеси Карнуа (96° этиловый спирт и ледяная уксусная кислота в отношении 3 : 1) и FAA (70° этиловый спирт, формалин и ледяная уксусная кислота в отношении 100 : 7 : 7). Обезвоживание материала и заключение его в парафин проводили по общепринятой цитоэмбриологической методике (Навашин, 1934). Толщина срезов 10—12 мкм. Препараты окрашивали генциан-виолетом по Ньютону с подкраской оранжем G в гвоздичном масле и сафранином по Картису с подкраской лихт-грюном и алциановым синим.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ[1]

У большинства нимфейных тычинки в одном цветке различаются по своей морфологии и развитию (Moseley, 1958). Наиболее типичным признается строение внутреннего круга тычинок, поэтому мы приводим данные именно по их развитию. Исключение составляет *C. caroliniana*, внутри цветка которой не наблюдается различий между тычинками, поэтому у этого вида исследовали все тычинки цветка.

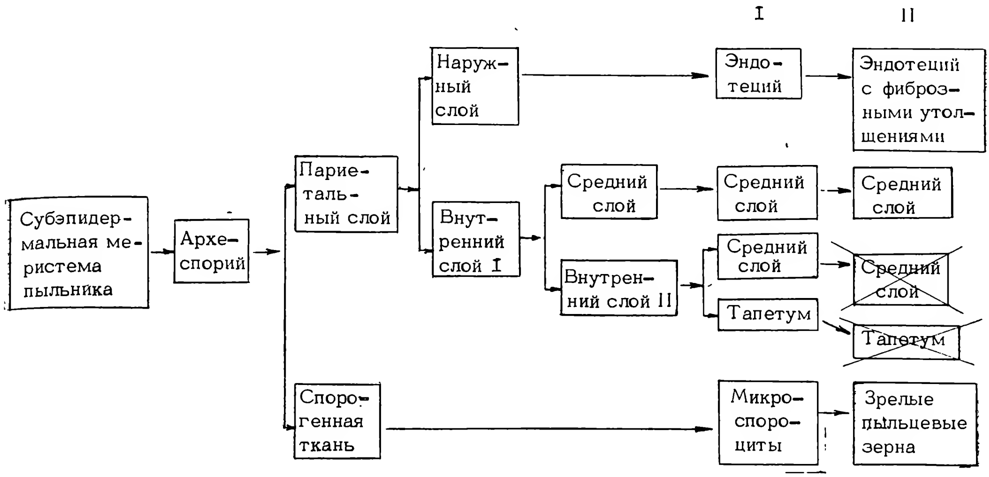
На первых этапах своего развития тычинка представляет собой меристематический бугорок, окруженный эпидермой (рис. 1, *1*). С дифференциацией проводящего пучка происходит образование четырех лопастей пыльника. Каждая лопасть преобразуется в микроспорангий. Два латеральных микроспорангия составляют теку, теки соединены между собой связником (рис. 1, *2*; 2, *1*; 3, *1*).

---

[1] В работе авторы пользуются системой А. Л. Тахтаджяна (1966, 1970).

В субэпидермальном слое меристемы каждой лопасти дифференцируется археспорий, состоящий обычно из одного ряда клеток. Визуально выделить клетки археспория можно лишь незадолго до отделения ими париетального слоя, когда они характеризуются большими размерами и густой цитоплазмой (см. схему).

Развитие пыльников у нимфейных и лотосовых



Примечание. I – сформированный пыльник, II – зрелый пыльник.

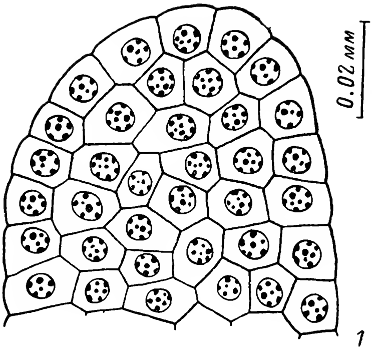
Следующий этап дифференциации микроспорангия — отделение париетального слоя в сторону эпидермы и спорогенной ткани внутрь пыльника за счет периклинальных делений (рис. 1, *3*). В это время со стороны связника некоторые клетки меристемы дифференцируются в слой и окружают спорогенную ткань. Таким образом, в результате первого этапа развития пыльника в каждой его лопасти можно видеть тяж спорогенных клеток, окруженных кольцом клеток, имеющих двойственное происхождение. Развитие пыльника сопровождается его ростом за счет антиклинальных делений.

Исследование первых этапов развития пыльника у изученных видов выявило, что клетки париетального слоя затем делятся периклинально, формируя его стенку. В результате первого деления клеток париетального слоя образуется наружный слой, который в процессе развития преобразуется в эндотеций, и внутренний I (рис. 1, *4*; 2, *2*). Последний претерпевает ряд периклинальных делений, образуя средний слой и внутренний II (рис. 1, *5*; 2, *3*). Внутренний слой II, делясь периклинально, отделяет еще один средний слой и тапетум (рис. 1, *6*; 2, *4*).

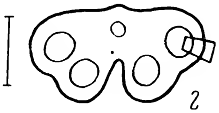
Таким образом, развитие стенки пыльника у изученных видов происходит по типу Umbelliferae (Батыгина и др., 1963). Эндотеций, средние слои и тапетум являются конечными продуктами деления париетального слоя (см. схему).

У всех исследованных видов тапетум секреторного типа. Ядра в тапетуме претерпевают деления без цитокинеза. В результате этого возникают дву- и многоядерные клетки тапетума. В процессе развития пыльника ядра тапетума могут сливаться, образуя большое полиплоидное ядро (рис. 1, *7—9*, *15*; 2, *4—6*; 3, *2*, *3*).

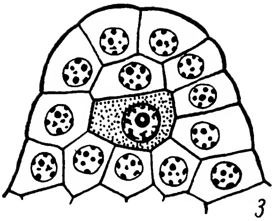
В ходе развития тычинки клетки исходного тяжа спорогенной ткани делясь вначале главным образом антиклинально, затем начинают делиться в направлении продольной оси спорангия, образуя несколько тяжей спорогенной ткани. У *Cabomba* обычно их 2—4 (рис. 1, *7*, *8*), однако были отмечены случаи с одним тяжем клеток. У *Nuphar* число тяжей спорогенных клеток — 4—5 (рис. 2, *4*).



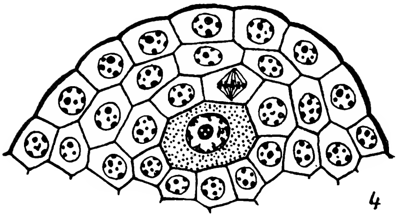
1



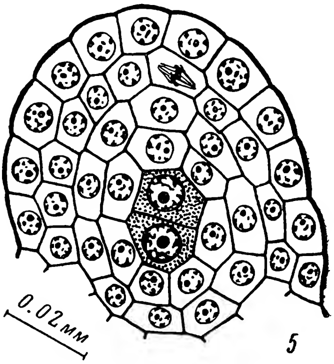
2



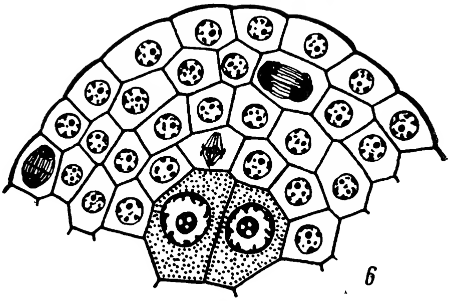
3



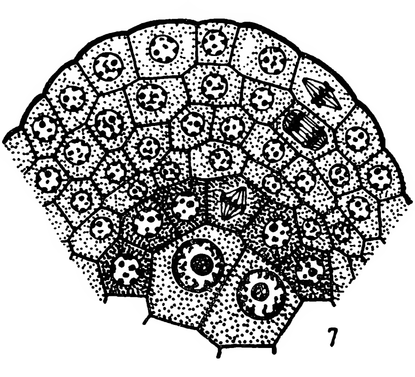
4



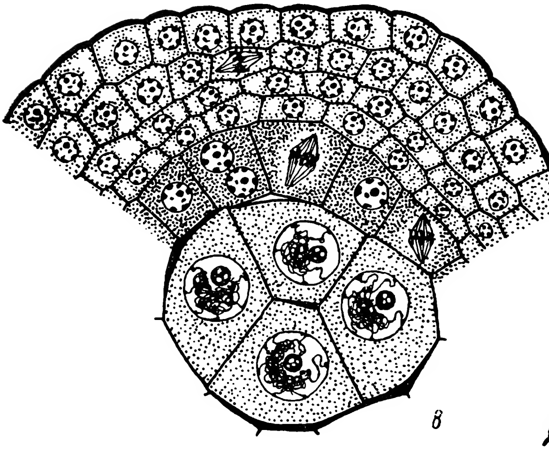
5



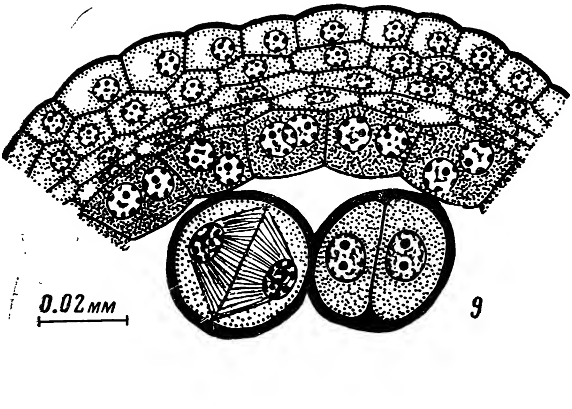
6



7



8



9

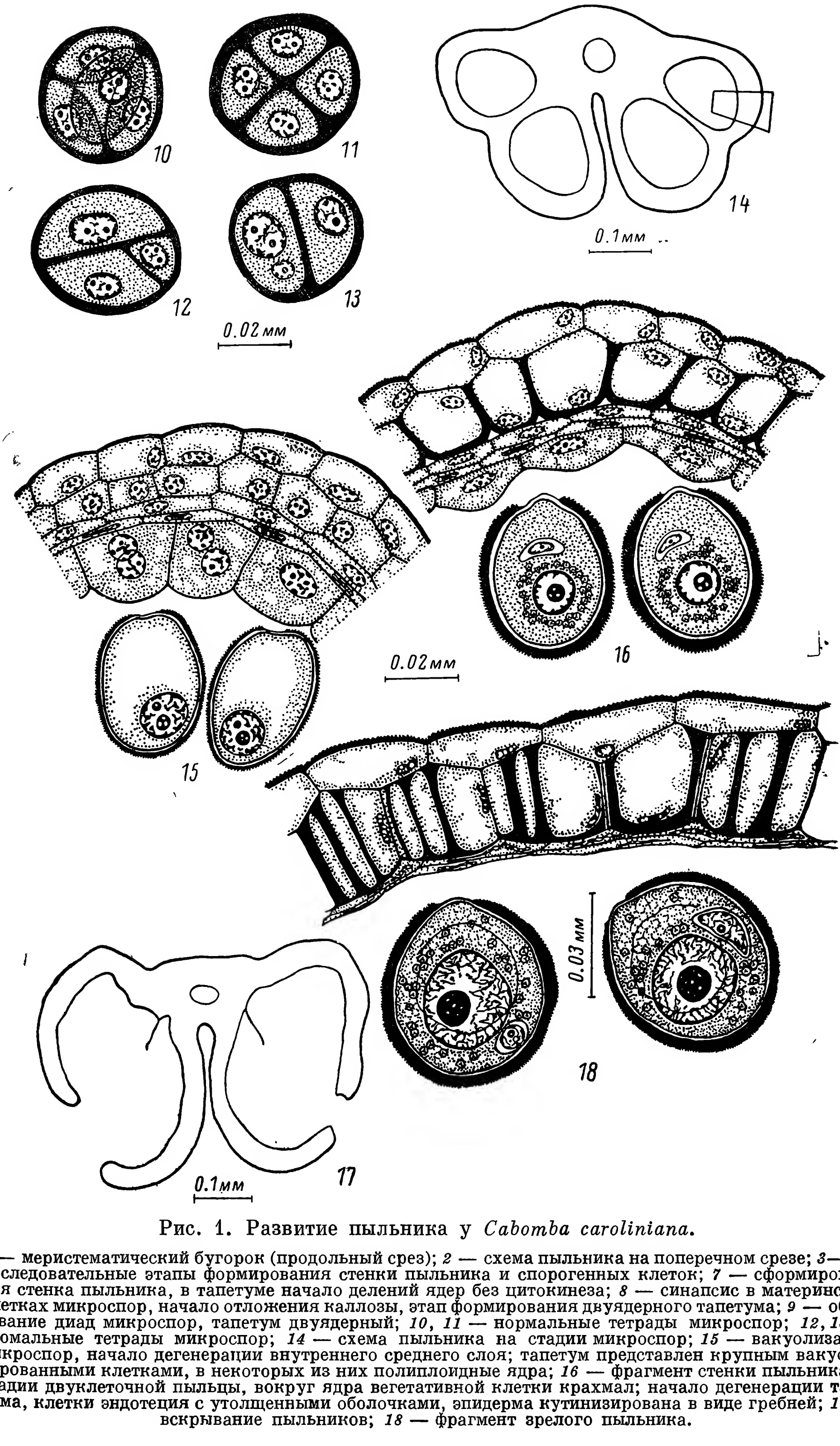


Рис. 1. Развитие пыльника у *Cabomba caroliniana*.

1 — меристематический бугорок (продольный срез); *2* — схема пыльника на поперечном срезе; *3—6* — последовательные этапы формирования стенки пыльника и спорогенных клеток; *7* — сформированная стенка пыльника, в тапетуме начало делений ядер без цитокинеза; *8* — синапсис в материнских клетках микроспор, начало отложения каллозы, этап формирования двуядерного тапетума; *9* — образование диад микроспор, тапетум двуядерный; *10*, *11* — нормальные тетрады микроспор; *12*, *13* — аномальные тетрады микроспор; *14* — схема пыльника на стадии микроспор; *15* — вакуолизация микроспор, начало дегенерации внутреннего среднего слоя; тапетум представлен крупным вакуолизированными клетками, в некоторых из них полиплоидные ядра; *16* — фрагмент стенки пыльника на стадии двуклеточной пыльцы, вокруг ядра вегетативной клетки крахмал; начало дегенерации тапетума, клетки эндотеция с утолщенными оболочками, эпидерма кутинизирована в виде гребней; *17* — вскрывание пыльников; *18* — фрагмент зрелого пыльника.

Анализ генезиса пыльника у изученных видов выявил, что спорогенная ткань обычно окружена слоями его стенки и со стороны связника. Однако часто нельзя видеть правильные кольца слоев клеток вокруг спорогенной ткани, что, вероятно, объясняется их двойственным происхождением. С внешней стороны пыльцевого гнезда слои стенки возникают из париетального слоя, со стороны связника — из прилегающих клеток меристемы. Наиболее четко круг слоев стенки пыльника наблюдается у *Cabomba*. Все четыре микроспорангия развиваются синхронно.

Таким образом, сформированная стенка пыльника у исследованных видов представлена кутинизированной эпидермой, эндотецием, двумя средними слоями и тапетумом (рис. 1, *7*; 2, *4*).

Интересной особенностью развития пыльника у изученных видов является различная сопряженность процессов формирования стенки и спорогенной ткани. Так, у *Cabomba* сформированной стенке пыльника соответствует стадия микроспороцитов в премейотической фазе (рис. 1, *7*), у *Nuphar* — микроспороциты в профазе I мейоза (рис. 2, *4*).

В результате развития спорогенной ткани в микроспорангии формируются материнские клетки микроспор. Мейоз происходит обычным способом. Наиболее продолжительной фазой мейоза является синапсис. Например, у *Cabomba* стадии синапсиса соответствуют разные степени развития тапетума (от одноядерного до двуядерного) и отложения каллозы в оболочках микроспороцитов (рис. 1, *8*).

Тип образования тетрады микроспор у изученных видов различен. У *Cabomba* тетрады микроспор формируются по сукцессивному типу, а у *Nuphar* — по симультанному. Тетрады микроспор тетраэдрические и изобилатеральные. У *Barclaya* они чаще всего тетраэдрические, а у *Cabomba* — изобилатеральные (рис. 1, *8—11*; 3, *2*).

Характерная особенность мейоза у *C. caroliniana* — это образование выбросов хроматина (рис. 1, *12*, *13*), что, возможно, является одной из причин высокой степени стерильности пыльцы, наблюдаемой у этого вида.

В качестве своеобразия развития спорогенных клеток можно отметить образование каллозы. Отложение каллозы в оболочках микроспороцитов происходит неравномерно. У *Cabomba* максимального развития она достигает в тетрадах, где равномерно окружает каждую микроспору (рис. 1, *10*, *11*). Перед распадом тетрад каллоза почти исчезает. У одиночных микроспор она не обнаружена.

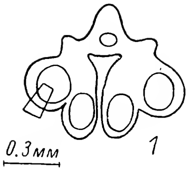
Формирование пыльцевых зерен начинается с деления ядер микроспор, в результате чего образуются вегетативная и генеративная клетки (рис. 1, *15*, *16*; 3, *3*, *5*). У *Nuphar* деление генеративной клетки с образованием двух спермиев происходит в пыльцевом зерне, а у *Cabomba* и *Barclaya* — в пыльцевой трубке, поэтому у *Cabomba* и *Barclaya* зрелые пыльцевые зерна двуклеточные, а у *Nuphar* — трехклеточные (рис. 2, *9*).

У всех изученных видов в процессе развития пыльцевого зерна наблюдается образование крахмала. На стадии двуклеточной пыльцы он обычно сосредоточен вокруг ядра вегетативной клетки (рис. 1, *16*, *18*; 2, *5—7*; 3, *5*).

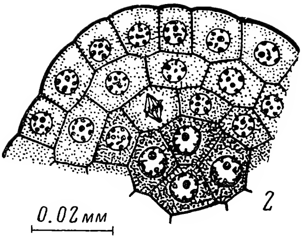
В ходе развития пыльцевых зерен, к моменту их созревания, происходят существенные изменения и в стенке микроспорангия. Наблюдается дальнейшая кутинизация эпидермы. Ее клетки увеличиваются в размерах, меняется их форма. Они вакуолизируются, ядра сжимаются и занимают пристенное положение. В эндотеции развиваются специфические фиброзные утолщения в виде поясков. Клетки эндотеция вакуолизированы,

Рис. 2. Развитие пыльника у *Nuphar lutea*.

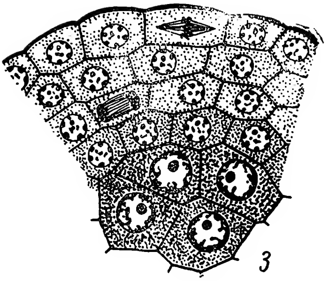
1 — схема пыльника на поперечном срезе; *2*, *3* — первые этапы формирования стенки пыльника; *4* — сформированная стенка пыльника на стадии синапсиса в материнских клетках микроспор, начало отложения каллозы; в тапетуме видны деления ядер без цитокинеза; *5* — фрагмент пыльника на стадии микроспор; тапетум многоядерный, клетки эндотеция с утолщенными оболочками; *6*, *7* — фрагмент пыльника на стадии двуклеточной пыльцы, вокруг ядра вегетативной клетки крахмал, дегенерация внутреннего среднего слоя и тапетума, в эндотеции фиброзные утолщения; *8* — вскрывание пыльников; *9* — фрагмент зрелого пыльника, трехклеточные пыльцевые зерна.



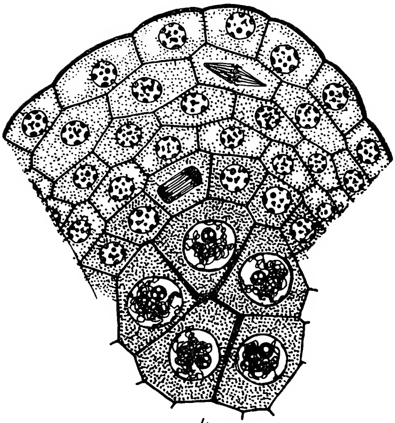
1



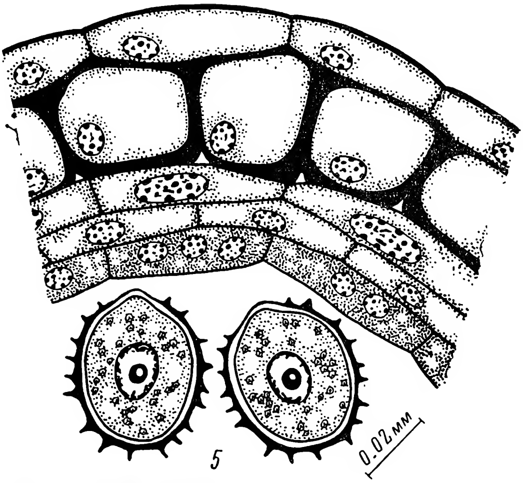
2



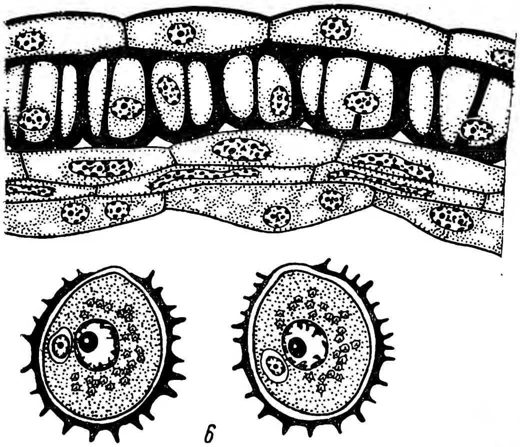
3



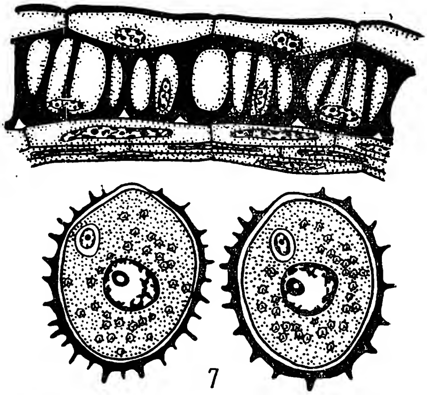
4



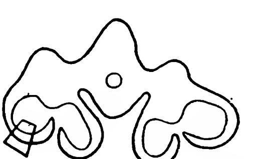
5



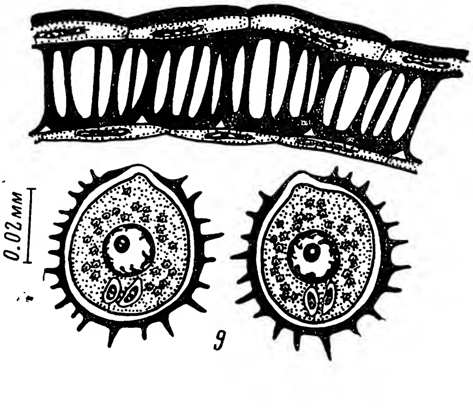
6



7



8



9

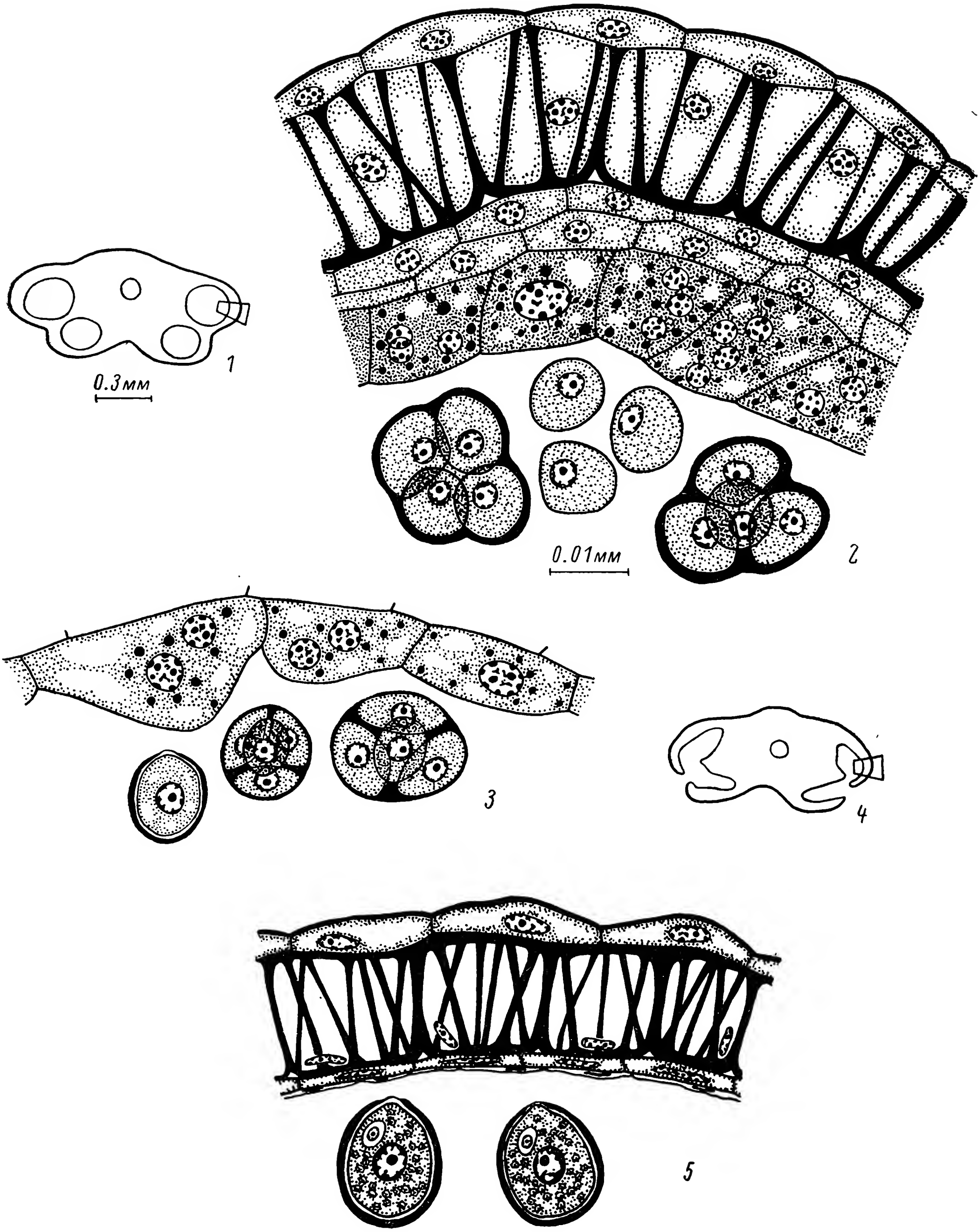


Рис. 3. Некоторые этапы развития пыльника у *Barclaya longifolia*.

1 — схема пыльника на поперечном срезе; *2*, *3* — фрагмент пыльника на стадии тетрад микроспор; тапетум представлен крупными вакуолизированными многоядерными клетками, в некоторых из них полиплоидные ядра; *4* — вскрывание пыльников; *5* — фрагмент зрелого пыльника, двуклеточные пыльцевые зерна.

вдоль их стенкок обнаруживаются остатки ядер. У всех изученных видов к моменту вскрывания пыльников полностью дегенерируют один средний слой и тапетум. Второй средний слой сохраняется в виде сильно сжатых удлиненных клеток с вытянутыми ядрами (рис. 1, *15*, *16*, *18*; 2, *5—7*, *9*; 3, *3*, *5*).

Таким образом, стенка зрелого пыльника представлена кутинизированной эпидермой, эндотецием с типичными фиброзными поясками и одним средним слоем.

Вскрывание пыльников у исследованных видов происходит неодинаково: У *Cabomba*, *Barclaya* — экстрорзно-лартрорзно, у *Nuphar* — интрорзно (рис. 1, *17*; 2, *8*; 3, *4*).

ОБСУЖДЕНИЕ

В результате анализа особенностей развития пыльников у *Cabomba*, *Nuphar*, *Barclaya* были выявлены основные закономерности их развития. Стенка пыльника состоит из 5 слоев. Каждый микроспорангий имеет стенку, окружающую спорогенную ткань не только со стороны эпидермы, но и со стороны связника. Слои стенки пыльника имеют двойственное происхождение. Клетки, их образующие, возникают из париетального слоя и из прилегающих клеток меристемы со стороны связника. Тип развития пыльника у изученных видов характеризуется центростремительным формированием его стенки, т. е. микроспорангий у них образуется подобно типу Umbelliferae (Hakansson, 1923; Батыгина и др., 1963), или типу однодольных по Davis (1966).

Полученные нами результаты согласуются с имеющимися в литературе фрагментарными данными по строению стенки пыльника у *Cabomba* (Padmanabhan, Ramji, 1966; Padmanabhan, 1970). У *N. lutea* изучены лишь процессы микроспорогенеза и развития пыльцевого зерна (Lubimenko, Malge, 1907). Генезис стенки пыльника у *Nuphar* и некоторые этапы развития пыльника у *Barclaya* рассмотрены нами впервые.

На основании собственных и литературных данных (Sastri, 1955; Khanna, 1964, 1965, 1967; Gupta, Ahluwalia, 1979, и др.) по строению и генезису пыльников у различных видов порядков *Nymphaeales* и *Nelumbonales* (*Barclaya longifolia*, *Brasenia schreberi*, *Cabomba caroliniana*, *Ceratophyllum demersum*, *C. submersum*, *C. pentacanthum*, *Euryale ferox*, *Nuphar lutea*, *Nelumbo nucifera*, *Nymphaea stellata*, *Victoria cruciana*) было выявлено определенное сходство в развитии отдельных слоев их стенки. Для всех перечисленных таксонов характерно наличие кутинизированной эпидермы, сохраняющейся до стадии зрелого пыльника. У большинства видов в эндотеции развиваются типичные фиброзные утолщения в виде отдельных поясков. У *Ceratophyllum* (Батыгина и др., 1980; Батыгина, Шамров, 1981; Шамров, 1981) пояски отсутствуют и лишь в некоторых клетках эндотеция можно видеть утолщение всей оболочки. Последнее не согласуется с данными E. Strasburger (1902) и R. Sastri (1955), которые не обнаружили подобных утолщений. В то же время мы не можем подтвердить отсутствие фиброзных утолщений в эндотеции *Cabomba caroliniana* (Padmanabhan, Ramji, 1966; Padmanabhan, 1970).

Число средних слоев в стенке пыльника у всех представителей порядков *Nymphaeales* и *Nelumbonales* варьирует: 1 — *Ceratophyllum demersum*, *C. pentacanthum* и *C. submersum*; 1—2 — *Cabomba caroliniana* и *Brasenia schreberi*; 2 — *Barclaya longifolia* и *Nuphar lutea*; 2—3 — *Victoria cruciana*; 3—4 — *Nymphaea stellata*; 3—5 — *Nelumbo nucifera*; 4—5 — *Euryale ferox*. В процессе развития пыльника средние слои обычно дегенерируют. У изученных нами видов и в зрелых пыльниках сохраняется один средний слой из удлиненных клеток.

Прежде чем характеризовать тапетум, необходимо отметить, что в литературе существуют противоречивые сведения относительно его строения у разных видов. Например, Sastri (1955) и Davis (1966) описывают тапетум у *Ceratophyllum demersum* как амебоидный, Strasburger (1902) и A. Jedrychowska, A. Sroczynska (1934) определяют тапетум у *C. submersum* как секреторный. По нашим данным (Батыгина и др., 1980; Батыгина, Шамров, 1981; Шамров, 1981), для *C. demersum*, *C. pentacanthum* и *C. submersum* характерно образование секреторного типа тапетума. У кубышки K. Schnarf (1931) отмечает амебоидный тип строения тапетума, в то время как результаты нашего исследования говорят о том, что его развитие идет также по секреторному типу. Таким образом, в настоящее время все сведения, имеющиеся по развитию пыльников у представителей порядков *Nymphaeales* и *Nelumbonales*, позволяют утверждать, что им присущ секреторный тип развития тапетума. Следует отметить, что у *Cabomba* и *Ceratophyllum* клетки тапетума могут разрастаться вовнутрь гнезда, однако при этом сохраняются клеточные перегородки. Наблюдаемое иногда разрастание клеток тапетума в полость пыльцевого гнезда и отсутствие клеточных перегородок в тапетуме на поздних стадиях развития, вероятно, и было причиной того, что для отдельных видов нимфейных отмечался амебоидный тип тапетума. Согласно предложенной О. П. Камелиной (1980) классификации типов тапетума, у всех исследованных нами видов нимфейных тип развития тапетума клеточный секреторный без дальнейшей его реорганизации.

У большинства представителей порядков *Nymphaeales* и *Nelumbonales* тапетум многоядерный (от двух до пяти ядер в клетке). В процессе развития пыльника ядра в клетках тапетума могут сливаться, образуя полиплоидные ядра. Исключение составляют *Ceratophyllum* и виды рода *Nymphaea* (кроме *N. stellata*), где тапетум всегда одноядерный. В зрелом пыльнике тапетум обычно отсутствует.

Развитие спорогенной ткани у всех исследованных видов происходит сходно. Различия наблюдаются лишь в типе образования тетрад микроспор и строении зрелых пыльцевых зерен. У *Cabomba caroliniana*, *Ceratophyllum demersum* и *C. submersum* тетрады микроспор формируются по сукцессивному типу, у других представителей — по симультанному. Зрелая пыльца у *Cabomba*, *Ceratophyllum*, *Barclaya* двуклеточная, у остальных видов — трехклеточная.

При изучении микроспорогенеза и развития пыльцевых зерен у нимфейных нами был обнаружен ряд аномалий. У *Cabomba caroliniana* нарушения в мейозе проявлялись в выбросе хроматина и в формировании аномальных тетрад микроспор. Подобные нарушения описывались ранее для *Brasenia schreberi* и *Nelumbo nucifera* (Khanna, 1965). В качестве интересной аномалии можно отметить образование многоядерных структур при развитии некоторых пыльцевых зерен *Ceratophyllum pentacanthum*. Такие пыльцевые зерна значительно крупнее нормальных и напоминают по своему строению и положению в них ядер зародышевые мешки на ценоцитной стадии. Вышеперечисленные аномалии у нимфейных встречаются в довольно большом количестве. Например, у *Brasenia schreberi* число аномальных тетрад микроспор составляет 40—45%. Нарушения в микроспорогенезе и развитии пыльцевых зерен у различных видов нимфейных и лотосовых, возможно, и являются одной из причин наблюдаемой у них высокой степени стерильности пыльцы.

Согласно нашим и литературным данным, развитие пыльцы у представителей порядков *Nymphaeales* и *Nelumbonales* характеризуется целым рядом особенностей. К ним можно отнести формирование каллозы в оболочках материнских клеток микроспор. Кроме того, нами было обнаружено образование большого количества крахмала на разных стадиях развития пыльцевого зерна: у *Ceratophyllum* — начиная со стадии микроспор, у *Cabomba*, *Barclaya*, *Nuphar* — со стадии двуклеточной пыльцы. У *C. demersum* мы отмечали появление крахмала и в стенке пыльника. Первые единичные крахмальные зерна обнаруживаются в клетках эпидермы и эндотеция, начиная со стадии диады микроспор. В процессе развития микроспорангия количество крахмала увеличивается и достигает своего максимума к стадии микроспор, после чего постепенно исчезает, оставаясь лишь в клетках эндотеция с утолщенными оболочками. В это же время появляется крахмал в микроспорах, количество его увеличивается по мере созревания пыльцы. Необходимо отметить, что появление крахмала в стенке микроспорангия тесно связано с образованием каллозы в оболочках микроспороцитов и последующим формированием мощной каллозной оболочки вокруг тетрад микроспор. Можно допустить, что дегенерация отдельных слоев стенки пыльника и отсутствие крахмала в ней на поздних этапах развития компенсируются крахмалом в самом пыльцевом зерне, необходимом для гаметогенеза.

Анализ литературных данных и наш фактический материал говорят о различной сопряженности процессов формирования стенки пыльника и спорогенной ткани. Так, сформированной стенке пыльника у *Cabomba* и *Ceratophyllum* соответствует стадия микроспороцитов в премейотической фазе, а у *Nuphar* — в профазе I мейоза.

Полученные нами данные с учетом указанных в литературе позволили выявить общность и различия в генезисе пыльников изученных видов нимфейных и лотосовых.

Можно указать следующие черты сходства:

1) развитие стенки пыльника происходит центростремительно по типу Umbelliferae (см. схему), или типу однодольных;

2) сформированная стенка пыльника представлена кутинизированной эпидермой, эндотецием, средними слоями и тапетумом;

3) тапетум секреторного типа;

4) в процессе мейоза формируются либо тетраэдрические, либо изобилатеральные тетрады микроспор.

Черты различия касаются:

1) числа средних слоев в стенке пыльника — 1—5;

2) строения клеток тапетума — одноядерные и многоядерные;

3) строения эндотеция в зрелом пыльнике — у большинства видов развиваются типичные фиброзные утолщения в виде поясков, у *Ceratophyllum* в эндотеции лишь у отдельных клеток происходит утолщение всей оболочки;

4) типа формирования тетрад микроспор — сукцессивный и симультанный;

5) строения зрелой пыльцы — двуклеточная и трехклеточная;

6) типа вскрывания пыльников — экстрорзное, экстрорзно-лартрорзное, интрорзное;

7) различной сопряженности процессов формирования стенки пыльника и спорогенной ткани — строению сформированной стенки пыльника соответствует разное состояние развития спорогенной ткани.

Различия, затрагивающие число средних слоев в стенке пыльника, строение эндотеция в зрелом пыльнике, тип вскрывания пыльников, а также отмеченные аномалии в ходе развития пыльцы обусловлены, вероятно, разными экологическими особенностями нимфейных и лотосовых (подводные и надводные растения). Они связаны, по-видимому, и со спецификой механизма опыления. У *Ceratophyllum*, например, опыление происходит под водой, поэтому в эндотеции пыльников типичные фиброзные утолщения отсутствуют. У других таксонов — *Cabomba*, *Nuphar*, *Barclaya* — цветки перед опылением выходят на поверхность воды и опыление происходит над водой; в эндотеции пыльников имеются типичные фиброзные утолщения. Следовательно, сравнительно-эмбриологическое изучение пыльников у разных представителей нимфейных и лотосовых позволяет говорить о влиянии условий обитания на их строение и показывает значимость экологических факторов в эволюции отдельных эмбриологических признаков.

Таким образом, сравнительно-эмбриологический анализ позволил нам внести некоторые коррективы в характеристику отдельных признаков, присущих микроспорангию представителей порядков *Nymphaeales* и *Nelumbonales*, и, кроме того, выявил ряд новых:

1) всем видам присущ только секреторный тип развития тапетума;

2) у большинства представителей наблюдается отложение в оболочках микроспороцитов каллозы, сохраняющейся до полного распада тетрад;

3) в ходе развития пыльцы и в зрелом пыльцевом зерне у ряда видов обнаруживается большое количество крахмала.

Мы полагаеме, что вышеприведенные признаки в совокупности с другими (Батыгина и др., 1980) могут быть использованы в целях таксономии.

ЛИТЕРАТУРА

Батыгина Т. Б. (1974). Эмбриология пшеницы. Л., Колос. — Батыгина Т. Б., Алимова Г. К. (1963). Гистогенез пыльника у пшеницы. Тез. IV эмбриол. совещ. Л. — Батыгина Т. Б. (1981). Сем. *Nymphaeaceae*. В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых, 1. Л., Наука. — Батыгина Т. Б., Кравцова Т. И., Шамров И. И. (1980). Сравнительная эмбриология представителей порядков *Nymphaeales* и *Nelumbonales*. Бот. ж., 65, 8. — Батыгина Т. Б., Терехин Э. С., Алимова Г. К., Яковлев М. С. (1963). Генезис мужских спорангиев *Gramineae* и *Ericaceae*. Бот. ж., 48, 8. — Батыгина Т. Б., Шамров И. И. (1981). Сем. *Ceratophyllaceae*. В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых, 1. Л., Наука. — Виноградов И. С. (1967). Система семейства *Nymphaeaceae* на основе анализа морфологического строя. Зап. Центр.-Кавказ. отд. ВБО, 2. — Камелина О. П. (1980). Сравнительная эмбриология семейств *Dipsacaceae* и *Morinaceae*. Л., Наука. — Кордюм Е. Л. (1978). Эволюционная цитоэмбриология покрытосеменных растений. Киев, Наукова думка. — Меликян А. П. (1964). Гистогенез спермодермы у *Brasenia schreberi* Gmel. и *Nymphaea capensis* Thunb. Вестн. ЛГУ, биол., 9, 2. — Мейер К. И. (1960). К эмбриологии *Nuphar luteum* Sm. Бюл. МОИП, отд. биол., 65, 6. — Навашин М. С. (1934). Методика цитологического исследования для селекционных целей. М.; Л., Сельхозгиз. — Орел Л. И., Жакова М. А. (1976). Дифференциация стенок пыльника и диморфизм тапетума томата *Lycopersicon esculentum* Mill. (*Solanaceae*). Бот. ж., 61, 12. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. Л., Наука. — Тахтаджян А. Л. (1970). Происхождение и расселение цветковых растений. Л., Наука. — Турдиев С. Ю. (1960). Некоторые особенности прорастания семян и формирования проростков нимфейных. Тр. Алма-Ат. бот. сада, 5. — Шамров И. И. (1981). Особенности развития пыльника у *Ceratophyllum demersum* и *Ceratophyllum pentacanthum* (*Ceratophyllaceae*). Бот. ж. 66, 10. — Якобсон Л. Я. (1968). Развитие пыльников у рододендронов. Изв. АН ЛатвССР, 12 (257). — Baillon H. E. (1872). Histoire des plantes, 3. Paris. — Carniel K. (1961). Das Antherentapetum von *Zea mays*. Österreich. Bot. Zeitschr., 108, 1. — Caspary R. (1891). *Nymphaeaceae*. In: A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 3, 2. Berlin. — Chifflot J. B. J. (1902). Contributions à l'étude de la classe des Nympheinées. Ann. Univ. Lyon, Sci. Med., 1, 10. — Cook M. T. (1909). Notes on the embryology of the *Nymphaeaceae*. Bot. Gaz., 48. — Davis G. L. (1966). Systematic embryology of the Angiosperms. N. Y. — Green J. W. (1980). A revised terminology for the spore-containing parts of anthers. New Phytol., 84. — Gupta S. C., Ahluwalia B. (1979). The anther and ovule of *Nelumbo nucifera*. A reinvestigation. J. Ind. Bot. Soc., 58, 2. — Hakansson A. (1923). Studien über die Entwicklungsgeschichte der Umbelliferen. Lunds. Univ. Arsskrift., 2, 18. — Heel W. A. (1977). The pattern of vascular bundles in the stamens of *Nymphaea lotus* L. and its bearing on stamen morphology. Blumea, 23, 2. — Heslop-Harrison J. (1980). Compartmentation in anther development and pollen-wall morphogenesis. A Leopoldina symposium on the structural and functional organization of cells as a prerequisite of life. Jena. — Jedrychowska A., Sroczynska A. (1934). On the cytology and embryology of *Ceratophyllum submersum*. Acta Soc. Bot. Polon., 11, 4. — Khanna P. (1964). Morphological and embryological studies in *Nymphaeaceae*. I. *Euryale ferox* Salisb. Proc. Ind. Acad. Sci., 59. — Khanna P. (1965). Morphological and embryological studies in *Nymphaeaceae*. II. *Brasenia schreberi* Gmel. and *Nelumbo nucifera* Gaertn. Austral. J. Bot., 13, 3. — Khanna P. (1967). Morphological and embryological studies in *Nymphaeaceae*. III. *Victoria cruciana* D' Orb. and *Nymphaea stellata* Willd. Bot. Mag., Tokyo, 80, 950. — Li H. L. (1955). Classification and phylogeny of *Nymphaeaceae* and allied families. Amer. Midl. Nat., 54, 1. — Lubimenko M. W., Malge A. (1907). Réchèrches cytologiques sur le développement des cellulus-méres du pollen chez les Nymphéacées. Rev. Gen. Bot., 19. — Moseley M. F. (1958). Morphological studies of the *Nymphaeaceae*. I. The nature of the stamens. Phytomorphology, 8, 1—2. — Moseley M. F. (1961). Morphological studies of the *Nymphaeaceae*. II. The flower of *Nymphaea*. Bot. Gaz., 122, 4. — Padmanabhan D. (1970). *Nymphaeaceae*. Bul. Ind. Nat Sci. Acad., 41. — Padmanabhan D., Ramji M. V. (1966). Developmental studies on *Cabomba caroliniana* Gray. II. Floral anatomy and microsporogenesis. Proc. Ind. Acad. Sci., 64B. — Periasamy K., Swamy B. G. L. (1966). Morphology of anther tapetum of angiosperms. Curr. Sci., 35, 17. — Pillai A., Kavathekar K. Y. (1975). Apical meristems in *Nymphaea stellata* Willd. Proc. Ind. Acad. Sci., 81, 2. — Reznickova S. A., Willemse M. T. M. (1980). Formation of pollen in the anther of *Lilium*. II. The function of the surrounding tissues in the formation of pollen and pollen wall. Acta Bot. Neerlandica, 29, 213. — Sastri R. L. (1955). The embryology of *Ceratophyllum demersum* L. Proc. Ind. Sci. Congr., 3. — Schnarf K. (1931). Vergleichende Embryologie der An-

giospermen. Berlin. — Schneider E. (1978). Morphological studies of the *Nymphaeaceae*. IX. The seed of *Barclaya longifolia* Wall. Bot. Gaz., 139, 2. — Strasburger E. (1902). Ein Beitrag zur Kenntnis von *Ceratophyllum submersum* und phylogenetische Erörterungen. Jahrb. Wissensch. Bot., 37, 3. — Trécul A. (1845). Réchèrches sur la srtucture et le développement du *Nuphar lutea*. Ann. Sci. Nat. Bot., 3, 4.— Warming E. (1873). Untersuchungen über pollenbildende Phyllome und Kaulome. Abhandl. herausgegeben v. Hanstein, 11. — Wheeler R. K., Lye A. (1975). Seedlings of *Nymphaeaceae*. Bot. J. Linn. Soc., 70, 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 2 III 1981.

SUMMARY

Classification of the types of formation of the anther wall in Angiosperms has been discussed. In connection of the lack of common terminilogy, used for describing the anther genesis, a number of terms has been suggested.

A comparative study of structure and development of the anther in various species of *Nymphaeaceae* and *Nelumbonaceae* on the basis of the author's and other published data allowed to recognise the similarity and peculiarity of their genesis. The common features show in the similar development of the anther wall Umbelliferae type, or the type of monocotyledons, as well as in the structure of the formed anther wall. Distinctions are observed in the number of middle layers in the anther wall, the structure of the tapetum cells, the structure of the endothecium in the mature anther, the type of formation of the tetrad microspores, the structure of the mature pollen, and the type of dehiscence of the anther. Characteristics of the microsporangium have been amended — only the secretory type of the tapetum is inherent in all the species studied; in the course of the development of pollen and in the mature pollen grain a lot of starch is found in some species. The characters listed together with some other ones might be used for the systematics aims.

УДК 581.1 : (98) (211.7) : 58.036

И. М. Кислюк, М. Д. Васьковский

РЕАКЦИЯ РАСТЕНИЙ АРКТИЧЕСКОЙ ТУНДРЫ НА ПОВЫШЕНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ В ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ

I. M. KISLYUK, M. D. VASKOVSKY. THE REACTION OF ARCTIC PLANTS TO THE TEMPERATURE INCREASE UNDER EXPERIMENTAL CONDITIONS

Пересадка растений *Alopecurus alpinus* и *Polemonium boreale* в фазах колошения и бутонизации из тундры в камеры с температурой воздуха 28/20° (день/ночь) изменило температурную зависимость одних физиологических функций и не повлияло на температурные характеристики других. Повышение окружающей температуры привело к увеличению теплоустойчивости фотосинтеза и дыхания листьев у обоих видов. Теплоустойчивость движения протоплазмы в клетках осталась без изменения, теплоустойчивость способности к плазмолизу у *P. boreale* также не изменилась, а у *A. alpinus* резко увеличилась. Повышение температуры стимулировало синтез хлорофилла в листьях и привело к снижению сырого и сухого веса единицы их площади. Обсуждается адаптивное значение наблюдаемых изменений.

Растения Арктики обладают рядом морфологических и физиолого-биохимических особенностей, отражающих их приспособление к существованию в суровых условиях. Одним из основных факторов, лимитирующих распространение, рост и продуктивность растений в Арктике, является низкая температура короткого вегетационного периода. Адаптация растений к арктическому лету с наибольшей полнотой проявляется в их способности к интенсивному метаболизму при низкой температуре. Как показывают наблюдения и экспериментальные исследования, по крайней мере у ряда арктических растений основные жизненные процессы не только могут протекать при очень низкой положительной и даже отрицательной температурах, но и достигают своей максимальной активности при температуре, необычно низкой (см. обзоры: Тихомиров, 1963; Billings, Mooney, 1968; Тыртиков, 1980). По сравнению с растениями из более теплых местообитаний у арктических и арктоальпийских растений обнаружен сниженный температурный оптимум видимого фотосинтеза (Mooney, Billings, 1961; Mooney, Johnson, 1965; Pisek et al., 1969; Герасименко, Заленский, 1973; Mayo et al., 1973; Hartgerink, Mayo, 1976, и др.). У нескольких видов высших растений и мхов из Арктики были отмечены также относительно низкие оптимальные температуры фотосинтеза при насыщающей концентрации CO_2 (Швецова, 1970; Герасименко, 1973; Дьяченко, 1976, 1980; Пьянков, 1980).

Особенностью арктических растений является высокая интенсивность дыхания в широком диапазоне температур (Wager, 1941; Mooney, Billings, 1961; Иванова, Васьковский, 1976). Согласно гипотезе В. Я. Александрова (1965, 1975), способность растений Арктики расти и развиваться при температурах, являющихся слишком низкими для растений других климатических зон, обусловливается высоким уровнем конформационной подвижности макромолекул, который находит отражение в низкой теплоустойчивости различных физиологических процессов. Показано, что у северных и альпийских растений по сравнению с другими ниже максимальная температура, при которой еще возможен фотосинтез (Billings, Mooney, 1968; Chabot, Billings, 1972; Pisek, 1973), ниже теплоустойчивость дыхания (Семихатова и др., 1976), а также движения протоплазмы и способности к плазмолизу (Кислюк, Денько, 1976). Встает вопрос, в какой степени перечисленные особенности арктических растений являются видоспецифическими, генетически закрепленными, а в какой они обусловлены непосредственным влиянием окружающих условий, в частности низкой температуры? Подходом к решению этого вопроса является исследование фенотипических изменений северных растений в ответ на повышение окружающей температуры. В данной работе приводятся результаты изучения некоторых особенностей растений двух видов — *Alopecurus alpinus* L. и *Polemonium boreale* Adams, произрастающих на о. Врангеля, помещенных в камеры с повышенной температурой воздуха.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работу проводили летом 1979 г. на о. Врангеля в районе бухты Роджерса (70° с. ш., 178° з. д.). Остров входит в подзону арктических тундр (Петровский, 1967); для него характерны умеренно холодная зима и очень холодное влажное лето (Клюкин, 1960). Были исследованы растения лисохвоста альпийского *Alopecurus alpinus*, характерного для Арктики циркумполярного вида, и синюхи северной *Polemonium boreale*, гипоарктического вида, значительная часть ареала которого находится в Арктике. Растения были выкопаны в начале июля в разнотравно-осоковой тундре, расположенной на приморской террасе. Вместе с комом почвы они были пересажены в деревянные ящики и помещены в камеры из плексигласа. В камерах поддерживалась температура 28/20° (день/ночь) с термопериодом 12 ч. Освещение было естественным, влажность воздуха не контролировали, растения периодически поливали. Часть растений, пересаженных в ящики, была оставлена под открытым небом на морской косе, рядом с камерами.

Ежедневное измерение температуры на уровне растений на морской косе показало, что температура приземного слоя воздуха в среднем выше и колеблется сильнее, чем температура воздуха на высоте 2 м. По данным метеостанции, расположенной на той же косе, в июле средняя температура воздуха была 2.7° C, абсолютная максимальная 12.5, минимальная —1.0. По нашим данным, за это же время средняя температура воздуха на уровне листьев растений была 5.2, абсолютная максимальная — 21.5, абсолютная минимальная —2.5°. Потенциальную интенсивность фотосинтеза (истинного) определяли на срезанных листьях радиометрическим методом в токе воздуха с 1% CO_2 с удельной активностью 0.5 мКюри/л (Вознесенский и др., 1965). Экспозиция в атмосфере $C^{14}O_2$ равнялась 10 мин, интенсивность света от лампы ДРЛ — 90 тыс. лк. Листья помещали в термостатируемую камеру на сетчатую подложку. Температурную зависимость фотосинтеза определяли при разной температуре листьев во время 10-минутной экспозиции в токе $C^{14}O_2$ с интервалом 5°. Температуру нижней поверхности листьев контролировали при этом с помощью термистра.

Интенсивность дыхания определяли манометрическим методом в аппарате Варбурга при разной температуре (с интервалом 5, в отдельных случаях — 2.5°) во время 2-часовых экспозиций.

В каждую пробу для определения интенсивности фотосинтеза или дыхания при одной температуре входили листья синюхи северной или пластинки листьев лисохвоста альпийского с нескольких растений. У лисохвоста брали вторые и третьи листья вегетативных побегов, у синюхи — самые крупные листья розетки. Каждое измерение проводили на 4 параллельных пробах.

Определение теплоустойчивости движения протоплазмы и способности к плазмолизу проводили на эпидермальных клетках листьев. Для каждого определения использовали не менее 6 листьев с разных растений. Листочки синюхи северной и кусочки листовой пластинки лисохвоста альпийского микроскопировали после их инфильтрации водой. Теплоустойчивость движения протоплазмы характеризовали максимальной температурой 5-минутного прогрева листьев в воде, после которого движение наблюдается еще хотя бы в одной клетке. Листья прогревали с интервалом 0.4°. Теплоустойчивость способности к плазмолизу характеризовали максимальной температурой 5-минутного прогрева (интервал между прогревами 0.5°), после которого плазмолиз, вызываемый 1 *M* KNO_3, наблюдается не менее чем в 10 клетках просматриваемого кусочка листа.

Содержание хлорофиллов а+б определяли в спирто-ацетоновой (1 : 3) вытяжке из листьев на ФЭКе (Бажанова и др., 1964).

Каждая точка на графике — среднее из 4 определений. В таблицах приведены средние арифметические величины и средние ошибки, n=4—12. Достоверность различий оценивалась по t-критерию для 95%-го уровня значимости.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Растения *Alopecurus alpinus* и *Polemonium boreale* были пересажены из тундры в камеры с температурой воздуха 28/20° 3 июля в фазах колошения и бутонизации соответственно. На следующий день растения в камерах зацвели, примерно на неделю раньше, чем пересаженные из тундры в ящики, но оставленные под открытым небом. Цветение растений, находящихся при повышенной температуре воздуха, было очень обильным и закончилось раньше, чем цветение растений в тундре. Другой ярко выраженной особенностью помещенных в тепло растений было удлинение осевых органов — цветоносов и рахисов — у синюхи северной, цветоносов и вегетативных побегов — у лисохвоста альпийского. У лисохвоста происходили также удлинение листьев и ускорение образования новых листьев на вегетативных побегах.

Измерение теплоустойчивости движения протоплазмы в эпидермальных клетках листьев показало, что ее величина не зависит от температуры, при которой содержатся растения (табл. 1). У синюхи северной не изменяется и теплоустойчивость способности к плазмолизу. Однако у лисохвоста альпийского на шестой день пребывания в тепле теплоустойчивость способности к плазмолизу увеличилась на 3°, а через 26 дней она

ТАБЛИЦА 1

Теплоустойчивость движения протоплазмы и способности к плазмолизу в эпидермальных клетках листьев растений из тундры и из теплой камеры

Вид, место произрастания	Дата измерения	Температура (°C) 5-минутного нагрева, подавляющего	
		движение протоплазмы	способность к плазмолизу
Polemonium boreale, тундра	11 июля	43.5±0.2	53.7±0.2
	18 июля	43.7±0.1	53.9±0.1
	27 июля	43.6±0.2	53.9±0.3
Polemonium boreale, в камере с 3 июля	10 июля	43.5±0.2	54.0±0.2
	19 июля	43.4±0.2	53.9±0.2
	26 июля	43.6±0.1	53.8±0.3
Alopecurus alpinus, тундра	10 июля	43.6±0.1	57.0±0.2
	21 июля	43.7±0.2	57.2±0.3
	30 июля	43.7±0.2	57.1±0.2
Alopecurus alpinus, в камере с 3 июля	9 июля	43.6±0.1	60.1±0.2
	20 июля	43.5±0.1	60.9±0.2
	29 июля	43.6±0.2	61.2±0.2
Alopecurus alpinus, перенесен 1 августа из камеры в тундру	7 августа	—	59.4±0.2

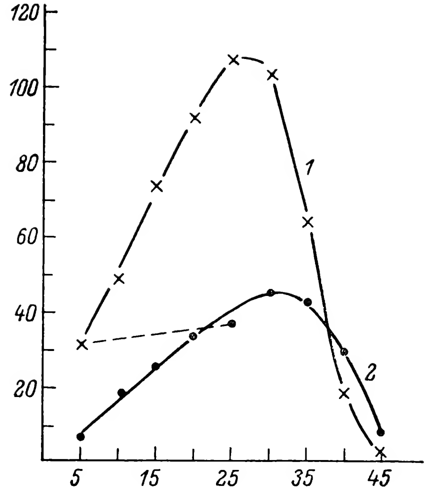


Рис. 1. Зависимость потенциальной интенсивности фотосинтеза *Alopecurus alpinus* от температуры.

На оси абсцисс — температура 10-минутной экспозиции в атмосфере $C^{14}O_2$ (°C); *на оси ординат* — интенсивность фотосинтеза (мг CO_2/дм^2·ч). *1* — растения из тундры; *2* — растения, находившиеся в течение 11—12 суток в камере при 28/20°. *Штриховой линией* соединены величины интенсивности фотосинтеза растений двух вариантов при характерной для каждого из них среднесуточной температуре воздуха.

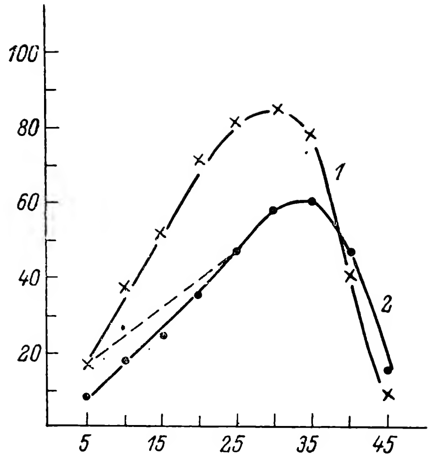


Рис. 2. Зависимость потенциальной интенсивности фотосинтеза *Polemonium boreale* от температуры.

Обозначения те же, что на рис. 1.

была уже на 4° выше, чем у растений, находящихся в естественных условиях. Зависимость теплоустойчивости полупроницаемости протопласта (ее характеризует теплоустойчивость способности к плазмолизу) в листьях лисохвоста альпийского от окружающей температуры подтверждает результат, полученный на растениях, перенесенных из теплой камеры обратно в открытый грунт. Через 6 суток теплоустойчивость способности к плазмолизу в эпидермальных клетках их листьев уменьшилась на 1.8° (табл. 1).

11—12-дневное воздействие на растения обоих видов повышенной температуры изменило температурную зависимость потенциальной интенсивности истинного фотосинтеза. У растений способность к фотосинтезу повысилась при высокой и одновременно снизилась при низкой температурах. У растений, находящихся в тепле, происходит также сдвиг зоны оптимальной температуры фотосинтеза в сторону более высокой (рис. 1, 2). У синюхи северной разница в зонах оптимума выражена слабее, у лисохвоста альпийского — более четко.

Для того чтобы оценить влияние повышенной температуры воздуха на дыхание растений, была измерена интенсивность поглощения кислорода листьями в течение 2-часовых экспозиций при температурах от 5 до 50°. Температурная зависимость дыхания у обоих видов описывается одновершинной кривой, на которой четко выражен температурный оптимум дыхания.

У *P. boreale* температурный оптимум дыхания растений из естественного местообитания находится при 40, а растений, выдержанных в течение двух недель в тепле, — при 45° (рис. 3). Интенсивность дыхания при 47.5 и 50° у растений из тундры составляет соответственно 48 и 16% интенсивности при оптимальной температуре. Дыхание листьев растений из камер более устойчиво: у них при 47.5° остается 80%, при 50 — 46%.

В обоих вариантах с *A. alpinus* максимальная скорость поглощения кислорода при 2-часовой экспозиции наблюдается при 45° (рис. 4). Однако при более высокой температуре проявляется разная теплоустойчивость дыхания этих растений. При 47.5° интенсивность поглощения кислорода у растений из тундры составляет 69, у растений из камеры — 93% ма-

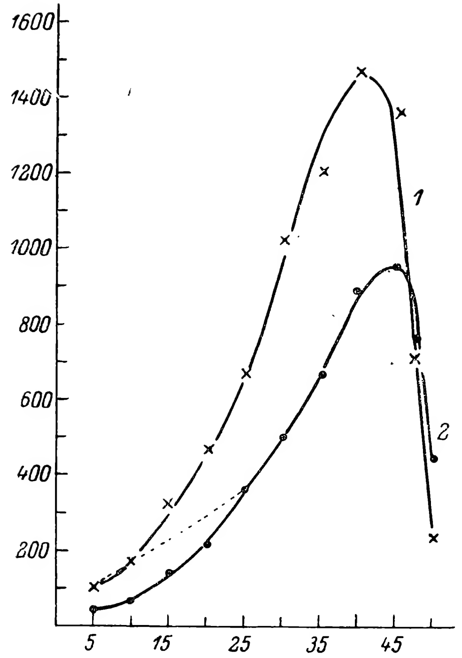


Рис. 3. Зависимость дыхания листьев *Polemonium boreale* от температуры.

На оси абсцисс — температура 2-часовой экспозиции; *на оси ординат* — интенсивность дыхания (мкл O_2/г сыр. в.·ч). *1* — растения из тундры; *2* — растения, находившиеся в течение 14—16 суток при 28/20°. Здесь и на рис. 4 *пунктиром* соединены величины дыхания при характерной для каждого варианта среднесуточной температуре.

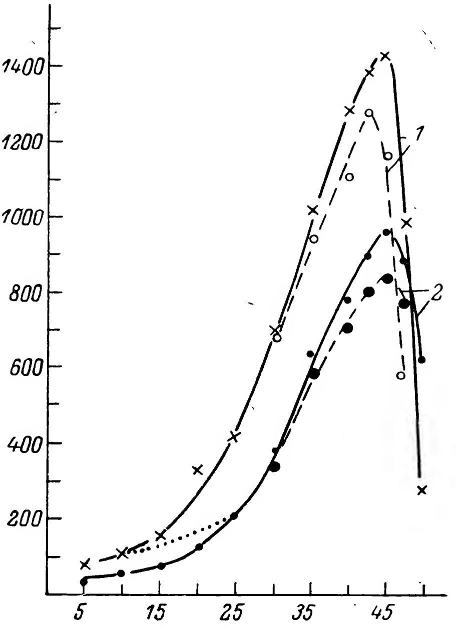


Рис. 4. Зависимость дыхания листьев *Alopecurus alpinus* от температуры.

Сплошные линии — интенсивность дыхания за 2 ч (средняя), *штриховые* — за последние 30 мин 2-часовой экспозиции.

ксимальной интенсивности. При 50° эти величины соответственно равны 19 и 65%. В том случае, когда для построения кривых используются величины интенсивности дыхания, полученные за последние 30 мин 2-часовой экспозиции, на которых в наибольшей степени сказывается влияние температуры, мы наблюдаем снижение температурного оптимума у тундровых растений на 2.5° (рис. 4, штриховые линии). В этом также проявляется меньшая устойчивость дыхания растений из тундры к действию повышенной температуры.

Еще одним способом оценки теплоустойчивости дыхания растений является анализ его динамики при разных температурах (Семихатова, Денько, 1960; Семихатова и др., 1976). На рис. 5 показана интенсивность дыхания листьев в процессе 2-часовых экспозиций при температурах от 30 до 47.5°. У растений обоих видов из тундры дыхание листьев при 30 и 35° практически не меняется во времени, а при 40° происходит сначала его стимуляция, а затем (к 60-й минуте) — резкий спад (рис. 5, *А*, *В*). Температура, вызывающая подобные изменения, называется критической температурой дыхания (Семихатова, Денько, 1960). Таким образом, для растущих в естественных условиях лисохвоста альпийского и синюхи северной критической температурой дыхания является 40°. У растений, выдержанных в тепле, 1-часовая экспозиция при 40° не вызывает достоверного снижения дыхания (рис. 5, *Б*, *Г*). У лисохвоста альпийского такое снижение происходит лишь под действием 45°. У растений синюхи северной из теплой камеры падение дыхания не наблюдается и при 45°. Правда, сравнение дыхания при 40 и 45° показывает, что увеличение температуры на 5° приводит к очень незначительному усилению дыхания листьев этих растений. Судя по данным, представленным на рис. 5, *Б*, *Г*,

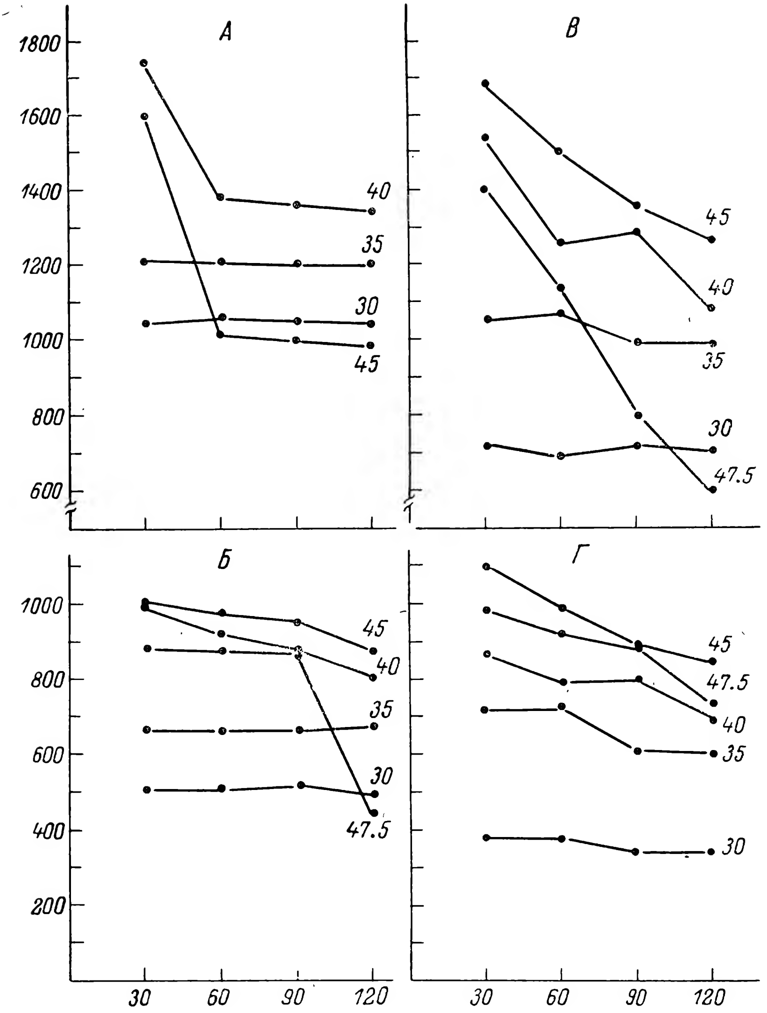


Рис. 5. Динамика дыхания листьев при разной температуре.

На оси абсцисс — продолжительность экспозиции (мин); *на оси ординат* — интенсивность дыхания (мкл O_2/г сыр. в.·ч). *А* — *Polemonium boreale* из тундры, *Б* — *P. boreale* из теплой камеры, *В* — *Alopecurus alpinus* из тундры, *Г* — *A. alpinus* из теплой камеры. *Цифры* у кривых — температура, °С.

критической для дыхания растений обоих видов, выдержанных в тепле, является температура 45° (или несколько более высокая).

Кратковременное пребывание в тепле отразилось также на некоторых структурных особенностях листьев. Эти листья сформировались в тундре, в камере произошло их удлинение. Измерения, проведенные через 3 недели после помещения растений в камеры, показали, что у них снизился как сырой, так и сухой вес единицы площади (табл. 2). Особенно резко выражены эти изменения у *A. alpinus*, у которого в тепле происходило значительное удлинение листовых пластинок. У этого растения под влиянием повышения температуры воздуха также заметно уменьшилось содержание сухого вещества в единице сырого веса. Повышение температуры вызвало у обоих растений заметное увеличение содержания хлорофилла на единицу сырого и сухого веса, которое, однако, почти не изменилось на единицу площади.

Все эти изменения усложняют сравнение интенсивности фотосинтеза и дыхания у растений, находившихся в разных условиях. Как показано в табл. 2, потенциальная интенсивность фотосинтеза при расчете на сухой вес одинакова у растений из тундры и из камер. При расчете на сырой

ТАБЛИЦА 2

Некоторые характеристики листьев растений из тундры и из теплой камеры

Показатель	Единицы измерения	*Polemonium boreale*		*Alopecurus apinus*	
		из тундры	из камеры	из тундры	из камеры
Сыр. вес/площадь	г/дм^2	5.5±0.1	4.2±0.1	3.0±0.1	2.0±0.1
Сух. вес/площадь	»	0.93±0.01	0.67±0.01	0.80±0.03	0.37±0.04
Сыр. вес/сух. вес	—	5.9	6.3	3.75	5.4
Хлорофилл/сыр. вес	мг/г	1.2±0.2	1.6±0.1	1.8±0.2	2.8±0.2
Хлорофилл/сух. вес	»	6.9±0.9	9.8±0.8	6.9±0.7	15.3±0.8
Хлорофилл/площадь	мг/дм^2	6.4±0.8	6.5±0.5	5.5±0.6	5.7±0.4
Максимальная интенсивность дыхания/сыр. вес	мкл O_2/г·ч	1480±56	950±14	1420±84	950±70
Максимальная интенсивность дыхания/сух. вес	»	8740±400	5940±90	5330±310	5130±350
Максимальная интенсивность дыхания/площадь	мкл O_2/дм^2	8130±370	3980±60	4270±290	1900±130
Максимальная интенсивность фотосинтеза/сух. вес	мг CO_2/г·ч	90±7	90±7	135±13	125±13
Максимальная интенсивность фотосинтеза/сыр. вес	мг CO_2/г·ч	15±1	14±1	36±3	23±2
Максимальная интенсивность фотосинтеза/площадь	мг CO_2/дм^2·ч	84±6	60±4	108±7	46±3
Максимальная интенсивность фотосинтеза/хлорофилл	мг CO_2/мг·ч	13±1	9±1	20±2	8±1

вес она также практически одинакова у обоих вариантов синюхи северной, но у лисохвоста альпийского она значительно выше у растений из тундры потому, что в их листьях содержится в 2 раза больше сухого вещества на единицу сырого веса, чем у растений из камер. Разница в отношении сырой/сухой вес может быть отражением либо разного содержания воды, либо различного соотношения хлоренхимы и склеренхимы в листьях, поэтому интенсивность процессов метаболизма при сравнении данных вариантов правильнее рассчитывать на сырой вес или площадь. Следствием того, что у растений обоих видов из тундры на единицу площади листьев приходится больший сырой и сухой вес (листья, видимо, толще и плотнее), является значительно более высокая потенциальная интенсивность фотосинтеза на единицу площади у этих растений (табл. 2, рис. 1, 2). Разница в интенсивности фотосинтеза не определяется суммарным количеством хлорофилла. Растения из тундры, содержащие меньше хлорофилла на единицу веса листьев, но столько же, сколько у растений из камер, на единицу площади, имеют более высокую интенсивность фотосинтеза на единицу хлорофилла.

Интенсивность дыхания растений лисохвоста из тундры и из камеры, так же как интенсивность фотосинтеза, практически не различается (или различается очень слабо) при расчете на сухой вес (полученные нами различия не достоверны, табл. 2). Однако листья растений лисохвоста альпийского из естественного местообитания дышат значительно сильнее при расчете на сырой вес и на площадь. У синюхи северной интенсивность дыхания у растений из тундры выше и при расчете на сухой вес, но различия увеличиваются при выражении интенсивности поглощения кислорода на единицу сырого веса и особенно площади (табл. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Исследование влияния повышения температуры воздуха на растения двух северных видов показывает разную и независимую реакцию различных функций. Единственной из исследованных температурных характеристик, не зависящей от окружающих условий, оказалась теплоустойчивость движения протоплазмы. Постоянство этого признака при изменении температуры среды в пределах толерантной зоны и его видоспецифичность были показаны для большого числа растений (Александров, 1975). Установлено, что теплоустойчивость движения протоплазмы коррелирует с температурными условиями жизни вида. У видов, распространенных в Арктике, в частности у *A. alpinus* и *P. boreale*, теплоустойчивость протоплазмы в клетках листьев ниже, чем у близких им бореальных видов (Кислюк, Денько, 1976; Denko et al., 1981).

Теплоустойчивость способности к плазмолизу у одних растений, так же как в наших опытах у *P. boreale*, остается постоянной, а у других меняется адекватно изменению температуры среды. Постоянство теплоустойчивости этой функции было отмечено у мхов (Антропова, 1971) и у элодеи (Завадская, Антропова, 1979). У *Tradescantia albiflora* теплоустойчивость полупроницаемости протопласта изменялась под действием окружающей температуры (Кислюк, Горбань, 1980), однако не так значительно, как у *A. alpinus*.

О том, что температурные характеристики фотосинтеза арктических растений находятся под генетическим контролем, говорят данные H. Mooney, W. Billings (1961), H. Mooney, A. Johnson (1965). Эти авторы показали, что арктические расы *Oxyria digyna* и *Thalictrum alpinum* имеют более низкий температурный оптимум фотосинтеза, чем альпийские расы, выращенные в тех же условиях. Однако растения, принадлежащие к одной расе, но выращенные при разных температурах, имеют еще более значительные различия в температурной зависимости фотосинтеза. Такие же сдвиги температурной кривой фотосинтеза под влиянием температуры среды были обнаружены и у растений других климатических зон (Вознесенский, 1977; Berry, Björkman, 1980).

Наши измерения потенциальной интенсивности фотосинтеза у двух видов растений арктической тундры показали, что даже кратковременное (двухнедельное) пребывание растений при повышенной температуре приводит к существенному изменению ее температурной зависимости. Судя по характеру изменений, у растений снижается способность к фотосинтезу при низких температурах и увеличивается теплоустойчивость фотосинтетического аппарата. Это означает, что температурные характеристики фотосинтеза арктических растений в значительной степени определяются действием окружающей температуры.

Исходя из наших данных, полученных при исследовании *A. alpinus* и *P. boreale*, растущих в естественных условиях, трудно сказать, в какой степени температурная зависимость потенциальной интенсивности фотосинтеза у этих растений генотипически отличается от таковой у растений из других климатических зон. Для ответа на этот вопрос нужно было бы сравнить температурную зависимость фотосинтеза, измеренную одним и тем же способом, у растений близких видов, выращенных в одинаковых условиях.

Т. В. Герасименко (1973) исследовала температурную зависимость потенциальной интенсивности фотосинтеза у *A. alpinus*, росшего в естественных условиях на о. Врангеля. Она использовала 20-минутные экспозиции при каждой температуре и более слабое освещение (30 тыс. лк), чем в наших опытах (90 тыс. лк). По данным Герасименко, оптимальная температура потенциальной интенсивности фотосинтеза лисохвоста альпийского — 10—20°, максимальная интенсивность — 41—44 мг CO_2/г сух. в.·ч. Напомним, что в наших опытах эти показатели равны 30° и 135 мг CO_2/г сух. в.·ч соответственно. Известно, что более короткие экспозиции и более сильный свет во время экспозиций сдвигают оптимум фотосинтеза в сторону более высоких температур. Несовпадение результатов, полученных Герасименко и нами, наглядно показывает, что сравнению подлежат данные, полученные при одинаковой постановке опытов.

Многие высокоширотные эктотермные организмы при естественных для них низких температурах дышат не менее интенсивно, чем их сородичи из более теплых местообитаний при обычных для них значительно более высоких температурах. Т. И. Иванова и М. Д. Васьковский (1976) показали, что у 30 видов растений с о. Врангеля интенсивность дыхания при 10° примерно такая же, как у растений зоны умеренного климата при 20°. В какой степени эта особенность обусловлена непосредственным влиянием окружающей температуры, пока сказать трудно. Интенсивность дыхания растений разных экологических групп возрастает в ответ на понижение температуры выращивания и падает при ее повышении. Это отмечалось у *Festuca arundinacea* (Woledge, Jewiss, 1969), *Oxyria digyna* (Billings et al., 1971), у большой группы альпийских растений Сьерра-Невады (Chabot, Billings, 1972), у проростков дугласии (Sorensen, Ferrel, 1973), у фасоли (Peet et al., 1977) и др. Как правило, интенсивность дыхания при этом рассчитывается на единицу сырого веса или площади листьев.

В наших опытах мы обнаружили, что у двух исследованных северных растений при повышении окружающей температуры не только резко снижается интенсивность дыхания, но и возрастает его теплоустойчивость. О. А. Семихатова с соавторами (1976) показали, что из 18 изученных растений о. Врангеля примерно у половины критическая температура дыхания близка к 35°, у 5 видов (среди них *A. alpinus*) — около 40, у остальных — между 35 и 40°. В то же время критическая температура дыхания у исследованных растений умеренного климата колеблется от 42 до 47°. Таким образом, двухнедельное пребывание в тепле повысило критическую температуру дыхания у растений двух арктических видов до уровня этого показателя у видов из более теплого местообитания. Увеличение критической температуры дыхания под влиянием повышения температуры в течение вегетационного сезона было отмечено у нескольких видов пустынных растений (Semikhatova, Alekseeva, 1972).

Особенности температурной зависимости фотосинтеза и дыхания растений, живущих при низкой температуре, имеют для них адаптивное значение. Этот фактор в значительной степени компенсирует тормозящее действие холода на физиологические процессы: у постоянно растущего в тундре лисохвоста альпийского интенсивность фотосинтеза при 5° (характерной для тундровых растений среднесуточной температуре) лишь немного ниже, чем у растений, находящихся в тепле, при 25° (рис. 1). Фотосинтез синюхи северной и дыхание у обоих видов растений обнаруживают частичную компенсацию (по терминологии Precht, 1949): их интенсивность у тундровых растений при 5° ниже, чем у растений из камер при 25° (рис. 2—4). Более высокая интенсивность фотосинтеза и темнового дыхания при температуре, характерной для условий жизни, у растений, перенесенных в тепло, вероятно, связана с необходимостью обеспечения более интенсивного роста, происходящего в тепле.

Различия в весе единицы площади листа (увеличение при снижении и уменьшение при повышении температуры выращивания) наблюдаются у многих растений (Peet et al., 1977). Они отражают разную степень растяжения листьев при низкой и высокой температурах. В то же время количество сырого и сухого вещества, приходящееся на единицу площади листа, влияет на интенсивность процессов, рассчитанную на эту единицу, и, таким образом, вносит свой вклад в поддержание физиологической активности на определенном уровне. Одного изменения температурной зависимости было бы недостаточно для компенсации действия температуры (рис. 1—4).

Результаты работы показывают, что одни из важнейших адаптивных признаков северных растений — характерные особенности температурной зависимости фотосинтеза и дыхания, их высокая интенсивность (на единицу площади и сырого веса) — в большой степени определяются непосредственным действием низкой температуры. В то же время низкая теплоустойчивость движения протоплазмы, также отражающая способность к высокой активности некоторых физиологических процессов при низкой температуре, не зависит от окружающей температуры и является признаком постоянным и видоспецифичным. Теплоустойчивость способности к плазмолизу, по-видимому, постоянна у одних растений и изменяется адекватно температуре среды у других.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Я. (1965). О биологическом смысле соответствия уровня теплоустойчивости белков температурным условиям существования вида. Усп. совр. биол., 60, 1 (4). — Александров В. Я. (1975). Клетки, макромолекулы и температура. Л., Наука. — Антропова Т. А. (1971). Температурная адаптация клеток мха *Mnium affine* Bland. Бот. ж., 56, 11. — Бажанова Н. В., Маслова Т. Г., Попова И. А., Попова О. Ф., Сапожников Д. И., Эйдельман З. М. (1964). Пигменты пластид зеленых растений и методика их исследования. М.: Л., Наука. — Вознесенский В. Л. (1977). Фотосинтез пустынных растений. Л., Наука. — Вознесенский В. Л., Заленский О. В., Семихатова О. А. (1965). Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. М.; Л., Наука. — Герасименко Т. В. (1973). Зависимость фотосинтеза от температуры у растений тундр острова Врангеля. Бот. ж., 58, 4. — Герасименко Т. В., Заленский О. В. (1973). Суточная и сезонная динамика фотосинтеза у растений острова Врангеля. Бот. ж., 58, 11. — Дьяченко А. П. (1976). Фотосинтез арктических мхов в естественных условиях. Экология, 1. — Дьяченко А. П. (1980). Комплексный анализ продукционного процесса мхов. Автореф. канд. дис. Свердловск. — Завадская И. Г., Антропова Т. А. (1979). О теплоустойчивости двух видов элодеи, различающихся по теплолюбивости. Бот. ж., 64, 7. — Иванова Т. И., Васьковский М. Д. (1976). Дыхание растений острова Врангеля. Бот. ж., 61, 3. — Кислюк И. М., Горбань И. С. (1980). Влияние температуры выращивания на температурную зависимсоть фотосинтеза и теплоустойчивость некоторых функций листьев *Tradescantia albiflora.* Бот. ж., 65, 10. — Кислюк И. М., Денько Е. И., (1976). Теплоустойчивость клеток арктических и бореальных растений и ее значение для приспособления к условиям севера. Бот. ж., 61, 4. — Клюкин Н. К. (1960). Прикладной климатологический справочник Северо-Востока СССР. М., Гидрометеоиздат. — Петровский В. В. (1967). Очерк растительных сообществ центральной части острова Врангеля. Бот. ж., 52, 3. — Пьянков В. И. (1980). Анализ температурной зависимости фотосинтеза близкородственных видов растений арктических и умеренных широт. Экология, 3. — Семихатова О. А., Денько Е. И. (1960). О воздействии температуры на дыхание листьев растений. Тр. БИН АН СССР, сер. 4, 14. — Семихатова О. А., Иванова Т. И., Леина Г. Д., Васьковский М. Д. (1976). Воздействие температуры на дыхание растений острова Врангеля. Бот. ж., 61, 6. — Тихомиров Б. А. (1963). Очерки по биологии растений Арктики. Л., Изд. АН СССР. — Тыртиков А. П. (1980). Приспособление растений к условиям жизни в Арктике. Бюл. МОИП, отд. биол., 85, 1. — Швецова В. М. (1970). Зависимость интенсивности фотосинтеза некоторых растений Западного Таймыра от температуры. Бот. ж., 55, 11. — Berry J., Björkman O. (1980). Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. Ann. Rev. Plant Physiol., 31. — Billings W. D., Godfrey P. J., Chabot B. F., Bourque D. P. (1971). Metabolic acclimation to temperature in arctic and alpine ecotypes of *Oxyria digyna* Arct. Alp. Res., 3, 4. — Billings W. D., Mooney H. A. (1968). The ecology of arctic and alpine plants. Biol. Rev., 43. — Chabot B. F., Billings W. D. (1972). Origin and ecology of the Sierra alpine flora and vegetation. Ecolog. Monogr., 42, 2. — Hartgerink A. P., Mayo J. M. (1976). Controlled-environment studies on net assimilation and water relations of *Dryas integrifolia.* Can. J. Bot., 54, 16. — Mayo J. M., Despain D. G., van Zinderen Bakker E. M. (1973). CO_2 assimilation by *Dryas integrifolia* on Devon Island, northwest territories. Can. J. Bot., 51, 3. — Mooney H. A., Billings W. D. (1961). Comparative physiological ecology of arctic and alpine populations of *Oxyria digyna.* Ecolog. Monogr., 31, 1. — Mooney H. A., Johnson A. W. (1965). Comparative physiological ecology of an arctic and alpine population of *Thalictrum alpinum* L. Ecology, 46, 5. — Peet M. M., Ozbun J. L., Wallace D. H. (1977). Physiological and anatomical effects of growth temperature on *Phaseolus vulgaris* L. cultivars. J. Exp. Bot., 28, 102. — Pisek A. (1973). Photosynthesis. In: Temperature and life. Springer-Verlag. — Pisek A., Larcher W., Moser W., Pack I. (1969). Kardinale Temperaturbereiche der Photosynthese und Grenztemperaturen des Lebens der Blätter verschiedener Spermatophyten. III. Temperaturabhängigkeit und optimaler Temperaturbereiche der Nettó-Photosynthese. Flora, B, 158, 6. — Precht H. (1949). Die Temperaturabhängigkeit von Lebensprozessen. Z. Naturforsch., 4b, 1. — Semikhatova O. A., Alekseeva L. N. (1972). The aims and results of research on respiration of Central Asian desert plants. In: Ecophysiological foundation of ecosystems productivity in arid zone. Intern. sympos., USSR, L., Nauka. — Sørensen F. C., Ferrel W. K. (1973). Photosynthesis and growth of Douglas-fir seedlings when grown in different environments. Canad. J. Bot., 51, 9. — Wager H. G. (1941). On the respiration and carbon assimilation rates of some arctic plants as related to temperature. New Phytol., 40, 1. — Woledge J., Jewiss O. R. (1969). The effect of temperature during growth on the subsequent rate of photosynthesis in leaves of tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.). Ann. Bot., 33, 133.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 26 I 1981.

SUMMARY

Alopecurus alpinus and *Polemonium boreale* plants were replanted from natural conditions in the Wrangel Island tundra into controlled temperature chambers (28/20° day/night, thermoperiod of 12 hours). After 10—20 days of growth under warm regime the temperature curves of photosynthesis and dark respiration were changed in accordance with the new temperature conditions, whereas thermostability of protoplasmic streaming remained independent of temperature environment. The thermoresistance of the capacity for plasmolysis in the leaf cells of *P. boreale* was a constant value, while in the cells of *A. alpinus* it sharply increased. In the leaves of warm-acclimate plants the biosynthesis of chlorophill was stimulated, the fresh and dry weight of the unit of leaf-area decreased. The adaptive meaning of the phenomena observed is discussed.

УДК 561

И. Н. Свешникова

НОВЫЙ ИСКОПАЕМЫЙ РОД *SCIADOPITYOIDES* (*PINOPSIDA*)

I. N. SVESHNIKOVA. THE NEW FOSSIL GENUS *SCIADOPITYOIDES* (*PINOPSIDA*)

Критически разобран ряд таксонов ископаемых хвойных, относимых ранее к родам *Sciadopitys* и *Sciadopitytes*. Описывается новый ископаемый род *Sciadopityoides* по остаткам изолированных линейных листьев, у которых известно строение эпидермы. Приводятся описания и ключ для определения 14 видов рода на основании морфолого-анатомического (эпидерма) строения их листьев.

Род *Sciadopitys* Siebold et Zucc. представлен в современной флоре единственным видом *S. verticillata* (Thunb.) Siebold et Zucc., произрастающим в горных лесах Японии. Для этого монотипного рода характерны длинные побеги с чешуевидными листьями, расположенными спирально по длине стеблей, но сближенными по 10—40 в ложные мутовки на их концах, где в пазухах чешуевидных листьев находится по одному укороченному побегу, состоящему из очень короткого рудиментарного стебля и двух нижних листьев, сросшихся краями. Двойные листья[1] кожистые, линейные, иногда слабо серповидно изогнутые, 1.5—18 см дл., 2—4 мм шир., на верхушке слабовыемчатые, к основанию суженные, эпистоматные. Устьичные аппараты (УА) моноциклические, число побочных клеток 9—13 (14), две из них полярные, остальные боковые; верхняя горизонтальная стенка каждой побочной клетки осложнена длинным сосочком, нависающим над замыкающими клетками. УА расположены в средней борозде, в одной полосе, в более или менее правильных рядах, ориентированы параллельно или немного косо. Клетки эпидермы четырех- или многоугольные, с прямыми или слабоволнистыми стенками, в более или менее правильных рядах.

В ископаемом состоянии указывается несколько видов этого рода: *S. tertiaria* Menzel, который впервые описан из плиоцена Европы близ Герцогенрата (Herzogenrath) (Menzel, 1913 : 23); *S. marcodurensis* Weyland, Kilpper et Berendt из миоцена Европы, Нидерлаузиц (Niederlausitz) (Weyland et al., 1967); *S. uralensis* Dorof. et Sveshn. из позднего мела Урала (Дорофеев, Свешникова, 1959); *S. sibirica* Samyl. из раннего мела Сибири — р. Кэнкэмэ, бассейн р. Лены (Самылина, 1963). Тщательно изучив описания всех этих видов, мы пришли к заключению, что из ископаемых находок к роду *Sciadopitys* с большой долей вероятности (отсутствуют репродуктивные органы) должен быть отнесен *S. marcodurensis*, сохранившийся в виде остатков обломков, по-видимому, линейных листьев с тупой или заостренной верхушкой. УА этого вида напоминают таковые современного рода *Sciadopitys*. Они моноциклические, состоят из двух замыкающих и 10—12 побочных клеток. К этому роду можно отнести также листья *S. tertiaria* из плиоцена Герцогенрата. Однако женские шишки, отнесенные P. Menzel (1913) к этому виду, по мнению палеокарполога П. И. Дорофеева, не имеют никакого отношения к роду *Sciadopitys*. Вполне вероятно, что оба эти вида впоследствии могут быть объединены в один, если эпидермальное строение листьев типового экземпляра *S. tertiaria* окажется идентичным *S. marcodurensis*, как об этом уже писали H. Weyland с соавторами (1967).

---

[1] В связи с тем что в ископаемом состоянии мы имеем дело с образцами, напоминающими двойные листья, речь пойдет именно о них, однако мы их будем называть просто листьями.

Что же касается листьев *S. uralensis* (Дорофеев, Свешникова, 1959) и *S. sibirica* (Самылина, 1963), то они, по нашему мнению, должны быть отнесены к новому ископаемому роду *Sciadopityoides* Sveshn.; первый — на основании морфологического строения линейных листьев с расширенным основанием и заостренной верхушкой, а также строения и ориентации УА, второй — на основании строения УА, число побочных клеток которых не превышает шести.

В 1883 г. H. Goeppert и A. Menge (1883 : 36) выделили новый ископаемый род *Sciadopitytes* Goepp. et Menge по обрывкам линейных листьев и по линейно-ланцетным листьям из третичных отложений прибалтийских янтарей. Листья они отнесли к двум видам этого рода: *S. linearis* Goepp. et Menge и *S. glaucescens* Goepp. et Menge, родственным, по их мнению, современному роду *Sciadopitys*. К признанию этого родства сначала присоединился и A. Schenk (Schimper, Schenk, 1890 : 293), однако он вскоре отказался от своих первоначальных взглядов (Schimper, Schenk, 1890 : 346) и отнес листья из прибалтийских янтарей к двудольным, а листья, изображенные H. Goeppert и A. Menge (1883) в табл. 14, рис. 124—128, — к роду *Dermatophyllites* Goepp. and Berendt (*Ericaceae*).

Казалось бы, о роде *Sciadopitytes* не стоило более говорить ввиду его несостоятельности, поскольку он описан по остаткам листьев, которые нельзя было с уверенностью отнести к хвойным, однако название *Sciadopitytes*, подразумевающее родство с современным родом *Sciadopitys*, стало широко применяться палеоботаниками. Вслед за Goeppert и Menge T. Halle (1915) описал два вида рода *Sciadopitytes*—*S. crameri* (Heer) Halle и *S. nathorstii* Halle. Вместо того чтобы установить новый род для листьев, сохранившихся в виде фитолейм из раннемеловых отложений Гренландии, у которых он изучил эпидерму, шведский ученый отнес эти остатки к третичному прибалтийскому роду. Впоследствии многие палеоботаники также стали относить к роду *Sciadopitytes* линейные листья, сохранившиеся в виде фитолейм, эпидерма которых напоминала до некоторой степени эпидерму современного рода *Sciadopitys*.

Учитывая все изложенное, мы сочли возможным исправить неточность, допущенную шведским ученым, и установить новый ископаемый род *Sciadopityoides* для остатков хвойных, сохранившихся в виде линейных изолированных листьев, строение эпидермы которых известно и напоминает до некоторой степени строение эпидермы у современного рода *Sciadopitys*, однако не дает основания идентифицировать его с этим родом в связи с некоторыми отклонениями в строении эпидермы у ископаемых листьев и отсутствием репродуктивных органов. Ниже приводится описание этого рода.

Род Sciadopityoides Sveshn. gen. nov.

Диагноз. Листья линейные, иногда слабо серповидно изогнутые, сидячие (?), часто в основании не суженные или слегка расширенные, на верхушке заостренные или округлые; на нижней (?) поверхности со срединной бороздой, в которой расположены УА. УА моноциклические, состоят из 2 замыкающих и 4—6 (редко 8—9) побочных клеток, 2 из них полярные, остальные боковые; верхняя горизонтальная стенка побочных клеток ровная или осложнена выростом в виде сосочка, ориентированы УА косо или перпендикулярно, редко параллельно. Клетки в устьичной борозде, не принадлежащие УА, изодиаметрические или вытянутые четырех- или многоугольные, верхняя горизонтальная стенка их ровная или осложнена выростом в виде сосочка, клетки по краю устьичной борозды — вытянутые четырехугольники, верхняя горизонтальная стенка этих клеток также может быть осложнена сосочком или утолщена. Трихомы имеют вид бородавочек или сосочков с закругленной верхушкой или разветвленные в верхней части. Иногда трихомы полностью отсутствуют. Клетки вне устьичной борозды разнообразной формы, часто четырехугольные, в правильных рядах, верхняя горизонтальная стенка клеток без трихомов.

Тип: *S. uralensis* Sveshn.

Обоснование выделения рода. Ископаемые листья не идентичны листьям ни одного современного рода, а лишь отдаленно напоминают листья современного *Sciadopitys* главным образом расположением УА в одной борозде, их моноциклическим строением и формой клеток эпидермы. Род *Sciadopityoides* отличается от этого современного рода меньшим размером листьев у большинства видов, которые, как правило, имеют округлую (без выемки) или заостренную верхушку, а также ровное (не суженное) или слегка расширенное основание. Кроме того, УА рода *Sciadopityoides* имеют обычно меньшее, чем у рода *Sciadopitys*, число побочных клеток. Новый род отличается также преимущественно косым или перпендикулярным расположением УА, иногда отсутствием трихомов только на верхней горизонтальной стенке побочных клеток или на верхней горизонтальной стенке клеток эпидермы, расположенных в борозде с УА и не принадлежащих последним, или у тех и у других.

Мы относим к этому роду 14 видов, из которых 2 ранее определялись как представители рода *Sciadopitys* (Дорофеев, Свешникова, 1959; Самылина, 1963), а 12 видов относились к роду *Sciadopitytes*[2] (Halle, 1915; Johansson, 1920; Florin, 1922; Bose, 1955; Долуденко, 1963) (рис. 1).

Sciadopityoides uralensis Sveshn. sp. nov.

(рис. 2, *1—6* — см. вклейку)

Sciadopitys uralensis Dorof. et Svesh. 1959, Докл. АН СССР, 128, 6 : 1277, рис. 1 (карта), рис. 2, 1—7, designat. typi omissa; Свешникова, 1963, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 8, 4 : 221, табл. 2, фиг. 5—12.

Диагноз. Листья жесткие, кожистые, 1.2—2.5 мм шир., более 15 мм дл., прямые или саблевидно изогнутые, в основании слегка расширенные, с заостренной верхушкой, на верхней (?) поверхности с неглубокой продольной ложбинкой, на нижней (?) — с продольной бороздой, идущей почти от самого основания до верхушки. УА моноциклические, состоят из 2 замыкающих и 6—8 (9) побочных клеток, 2 из которых полярные, остальные боковые; верхняя горизонтальная стенка каждой побочной клетки осложнена сосочком; ориентированы УА косо или перпендикулярно, редко параллельно по отношению к вертикально-продольной плоскости листа. У клеток в устьичной борозде, не принадлежащих УА, верхняя горизонтальная стенка осложнена выростом в виде сосочка; сосочки цилиндрические, прямые или изогнутые, с округлой верхушкой или ветвистые. Клетки эпидермы, расположенные вне устьичной борозды, прямостенные, редко с мелкоизвилистыми стенками, в основном удлиненно четырех- или многоугольные с ровной верхней горизонтальной стенкой, в более или менее правильных рядах.

---

[2] На родство отдельных видов рода *Sciadopitytes*, например *S. macrophylla*, с современным *Sciadopitys verticillata* указывал уже R. Florin (1922 : 267) на основании морфолого анатомического изучения листьев. Однако некоторые исследователи, например Halle (1915 : 515), сомневаются в близком родстве этих двух родов.

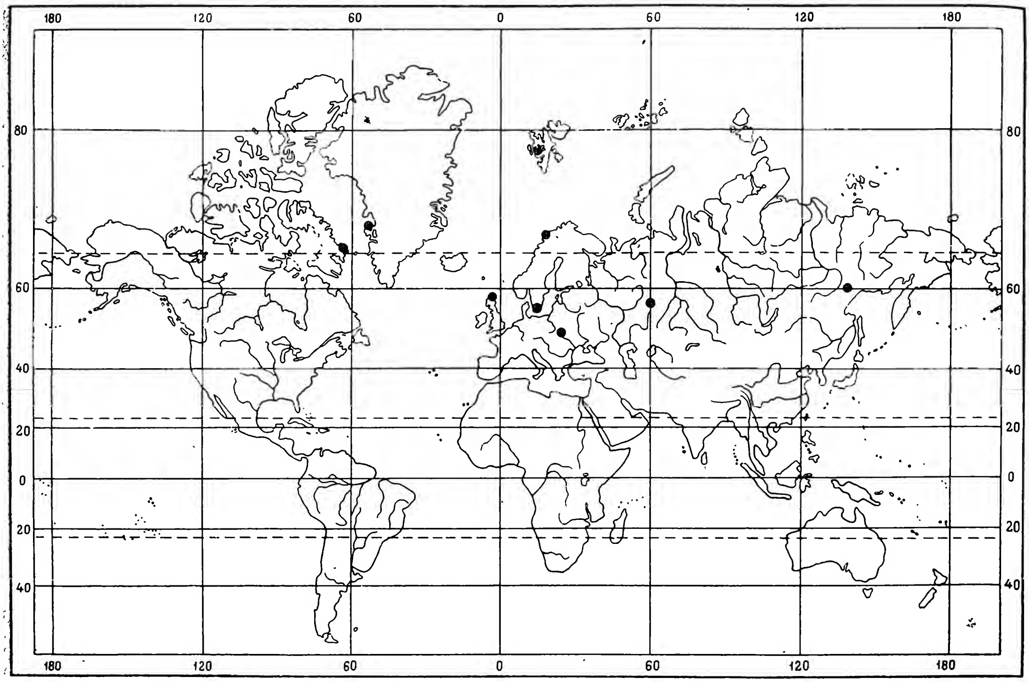


Рис. 1. Распространение ископаемого рода *Sciadopityoides*.

Голотип: Лист из позднего мела Урала (Свердловская обл., пос. Верхняя Синячиха, скважина № 130, глубина 41.0 м), описанный и изображенный в работе П. И. Дорофеева и И. Н. Свешниковой (1959, с. 1277, рис. 2, фиг. 1а, 2—4). Хранится в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР (LE).

Сравнение. Напоминает морфологическим и анатомическим (эпидерма листа) строением листьев ископаемый *Sciadopityoides crameri* (Heer) Sveshn. из раннего мела Гренландии. Но листья гренландского вида на верхушке округлые, трихомы не ветвятся, верхние горизонтальные стенки клеток, расположенных в средней части устьичной борозды, как правило, ровные.

Распространение и возраст: сеноман-турон Урала (Свердловская обл., пос. Верхняя Синячиха, скважина № 130, глубина 41.0 м).

Ниже приводятся остальные 13 видов рода *Sciadopityoides* и ключ для определения всех видов.

Sciadopityoides crameri (Heer) Sveshn. comb. nov.

(рис. 2, *7—11*; рис. 3, *1*, *2* — см. вклейку)

Pinus crameri Heer, 1868, Fl. Foss. Arct. 1 : 84, Taf. 44, Fig. 8b, 9 (pro parte), 10—16, excl. Fig. 7, 8a, 17, 18; 1874, op. cit. 3 : 83, Taf. 23, Fig. 9, 12, excl. Fig. 10, 11, 13, 15. — *Pinus microphylla* Heer, 1877, op. cit. 4 : 46, Taf. 9. Fig. 9. — *Sciadopitytes crameri* (Heer) Halle, 1915, Geol. Fören. Förhandl. 37, 5 : 509, Pl. 13, Fig. 1—13.

Описан из раннего мела Гренландии (Kome).

Распространение и возраст: ранний мел Гренландии (Kome, Ekkorfat) — по Florin (1922)[3] и о. Зап. Шпицберген (тундра Богемана).

---

[3] Здесь и далее у всех видов дана ссылка на работу, в которой был указан возраст.

Sciadopityoides eirikiana (Heer) Sveshn. comb. nov.
(рис. 3, *3*)

Pinus eirikiana Heer, 1874, Fl. Foss. Arct. 3 : 85, Taf. 2, Fig. 1; Taf. 17, Fig. 6, 7; Taf. 23, Fig. 16, excl. Taf. 18, Fig. 2b. — *Sciadopitytes eirikiana* (Heer) Florin, 1922, Svensk Bot. Tidskr. 16, 2 : 263, Fig. 2a.

Описан из раннего мела Гренландии.

Геологическое распространение и возраст: ранний мел Гренландии (Kome, Ekkorfat) — по Florin (1922).

Sciadopityoides (?) hallei (Florin) Sveshn. comb. nov.

Sciadopitytes hallei Florin, 1922, Svensk Bot. Tidskr. 16, 2 : 265.

Описан из раннего мела Гренландии.

Геологическое распространение и возраст: ранний мел Гренландии (Ekkorfat) — по Florin (1922).

Sciadopityoides lagerheimii (N. Joh.) Sveshn. comb. nov.

Sciadopitytes lagerheimii N. Joh. 1920, Svensk Bot. Tidskr. 14, 2 : 254, Fig. 1 g—l, 2d; Florin, 1922, Svensk Bot. Tidskr. 16, 2 : 266.

Описан из поздней юры Норвегии.

Геологическое распространение и возраст: поздняя юра Норвегии (Andö) — по Florin (1922).

Sciadopityoides macrophylla (Florin) Sveshn. comb. nov.

Sciadopitytes macrophylla Florin, 1922, Svensk Bot. Tidskr. 16, 2 : 267, Fig. 2b.

Описан из средней юры Норвегии.

Геологическое распрстранение и возраст: средняя юра Норвегии (Andö) — по Florin (1922).

Sciadopityoides nathorstii (Halle) Sveshn. comb. nov.
(рис. 3, *4*)

Sciadopitytes nathorstii Halle, 1915, Geol. Fören. Förhandl. 37, 5 : 512, Pl. 12, Fig. 16—29; N. Johansson, 1920, Svensk Bot. Tidskr. 14, 2 : 253, Fig. 1d—f, 2a—c; Florin, 1922, Svensk Bot. Tidskr. 16, 2 : 265; Свешникова и Буданцев, 1969, Ископаемые флоры Арктики, 1 : 52, табл. 10, фиг. 8—13.

Описан из среднего мела Гренландии.

Геологическое распространение и возраст: поздняя юра Норвегии (Andö) — по N. Johansson (1920); ранний мел (неоком) о. Зап. Шпицберген (мыс Богемана, Свешникова и Буданцев, 1969), средний мел Гренландии (Atanekerdluk, Kome) — по Florin (1922).

Sciadopityoides olafiana (Heer) Sveshn. comb. nov.

Pinus olafiana Heer, 1874, Fl. Foss. Arct. 3 : 85, Taf. 20, Fig. 10; Taf. 23, Fig. 19, 19b. — *Sciadopitytes olafiana* (Heer) Florin, 1922, Svensk Bot. Tidskr. 16, 2 : 265.

Описан из раннего мела Гренландии.

Геологическое распространение и возраст: ранний мел Гренландии (Ekkorfat) — по Florin (1922).

Sciadopityoides persulcata (N. Joh.) Sveshn. comb. nov.

Sciadopitytes persulcata N. Joh. 1920, Svensk Bot. Tidskr. 14, 2 : 255, Fig. 1m—o, 2e; Florin, 1922, Svensk Bot. Tidskr. 16, 2 : 266.

Описан из поздней юры Норвегии.

Геологическое распространение и возраст: поздняя юра Норвегии (Andö) — по N. Johansson (1920).

Sciadopityoides samylinae[4] Sveshn. sp. nov.

Sciadopitys sibirica Samyl. 1963, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 8, 4 : 111, табл. 36, фиг. 1—5, designat typi omissa.

Диагноз см. в работе Самылиной (1963).

Голотип: Лист из раннего мела Сибири (р. Кэнкэмэ, в 3.5 км выше устья р. Килиилээха — бассейн р. Лены), описанный и изображенный в работе В. А. Самылиной (1963, с. 111, табл. 36, фиг. 3, 4, 5).

Описан из раннего мела Сибири (бассейн р. Лены).

Геологическое распространение и возраст: ранний мел (р. Кэнкэме, в 3.5 км выше устья р. Килиилээха — бассейн р. Лены) — по Самылиной (1963).

Sciadopityoides scanica (Florin) Sveshn. comb. nov.

Sciadopitytes scanica Florin, 1922, Svensk Bot. Tidskr. 16, 2 : 267.

Описан из позднего триаса (рэта) Швеции.

Геологическое распространение и возраст: поздний триас (рэт) Швеции (Palsjö) — по Florin (1922).

Sciadopityoides scotica (Florin) Sveshn. comb. nov.

Sciadopitytes scotica Florin, 1922, Svensk Bot. Tidskr. 16, 2 : 266.

Описан из поздней юры Шотландии.

Геологическое распространение и возраст: поздняя юра Шотландии (Helmsdale) — по Florin (1922).

Sciadopityoides ukrainensis (Dolud.) Sveshn. comb. nov.

Sciadopitytes ukrainensis Dolud. 1963, Палеонтологич. журн., 1 : 123, табл. 12, фиг. 1—13.

Описан из верхов средней юры Западной Украины (г. Нестеров, скважина № 2185, глубина 1020—1030 м).

Геологическое распространение и возраст: верхи средней юры Западной Украины (города Нестеров и Сокаль) — по Долуденко (1963).

Sciadopityoides variabilis (Bose) Sveshn. comb. nov.

Sciadopitytes variabilis Bose, 1955, Norsk Geol. Tidskr. 35 : 54, Text-Fig. 1A—N, 2A—F, 3A—D, 4A—D, Pl. 1, Fig. 1, 2, 5—8.

Описан из раннего мела (?) о. Падлопинг (Арктическая Канада).

Геологическое распространение и возраст: ранний мел (?) острова Падлопинг (Арктическая Канада) — по Bose (1955).

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ИСКОПАЕМЫХ ВИДОВ РОДА *SCIADOPITYOIDES* ПО МОРФОЛОГИИ ЛИСТА И СТРОЕНИЮ ЭПИДЕРМЫ

1. Борозда, в которой расположены УА, имеет по краю сосочки или кутикулярную каемку 2
+ Борозда, в которой расположены УА, не имеет по краю сосочков или кутикулярной каемки 11
2. Борозда, в которой расположены УА, имеет по краю только сосочки. 3

---

[4] Вид назван в честь палеоботаника В. А. Самылиной.

+ Борозда, в которой расположены УА, имеет по краю только кутикулярную каемку 9

3. Сосочки по краю борозды образованы верхней горизонтальной стенкой одной клетки 4

+ Сосочки по краю борозды образованы вздувшимися концами двух соседних клеток. Верхняя горизонтальная стенка латеральных побочных клеток УА имеет небольшое валикообразное утолщение вдоль края, смежного с замыкающими клетками. Все клетки устьичной полосы имеют ровную верхнюю горизонтальную стенку. Листья сравнительно небольшие, 1—4 мм шир., кверху немного суженные, на верхушке заостренные. УА расположены беспорядочно . . . . . *S. ukrainensis*

4. Сосочки по краю борозды только простые 5

+ Сосочки по краю борозды простые и ветвистые. Листья (1.2) 3—2.1 (2.5) мм шир., сидячие, со слегка расширенным основанием и острой верхушкой; УА моноциклические, число побочных клеток 6—8 (9); УА в неправильных рядах, ориентированы косо или перпендикулярно, редко параллельно[5] . . . . *S. uralensis*

5. Сосочки по краю борозды только цилиндрические, с округлой верхушкой 6

+ Сосочки по краю борозды цилиндрические или конические, с заостренной или округлой верхушкой. Иногда верхняя горизонтальная стенка клеток на дне борозды осложнена сосочком. Листья 12—15 мм дл., 2—2.5 (иногда 1—4) мм шир., линейные, с заостренной или округлой верхушкой, в основании вздутые; УА моноциклические, число побочных клеток 4—6 (7), 2 из них полярные; верхняя горизонтальная стенка побочных клеток ровная; УА разбросаны внутри борозды, иногда в 2—4 полосах, ориентированы продольно, иногда косо или перпендикулярно . . . . *S. variabilis*

6. Ширина листьев 1.5 мм и более 7

+ Ширина листьев около 1, наименьшая длина 40 мм. Листья узколинейные, постепенно суживающиеся к заостренной верхушке. УА моноциклические, число побочных клеток 6, 2 из них полярные, остальные боковые; верхняя горизонтальная стенка побочных клеток ровная, так же как и верхняя горизонтальная стенка клеток, расположенных в середине борозды и не принадлежащих УА . . . . *S. nathorstii*

7. Ширина листьев менее 3 мм 8

+ Ширина листьев 3, длина около 34 мм. УА моноциклические, число побочных клеток 6; УА в продольных рядах . . . . . . *S. olafiana*

8. Листья 1.8—2 мм шир., 18—24 мм дл.; УА моноциклические, число побочных клеток 4—6, 2 из них полярные, остальные боковые, верхняя горизонтальная стенка их ровная; УА по большей части ориентированы параллельно . . . . *S. eirikiana*

+ Листья (2) 2.5 мм шир., 9—17 мм дл., сидячие, с параллельными краями, округлой верхушкой и расширенным основанием, с одной продольной косо направленной бороздой, в которой расположены УА. УА моноциклические, число побочных клеток 5 (6—7); УА расположены плотно, ориентированы косо, редко параллельно; верхние горизонтальные стенки клеток, расположенных в средней части борозды, ровные или очень редко осложнены сосочком . . . . . . *S. crameri*

9. Листья 2—3 мм шир. 10

+ Листья 0.8 мм шир. УА моноциклические, число побочных клеток 6; УА в неправильных рядах, ориентированы параллельно . . . *S. scanica*

10. Листья 50 мм дл., 2—3 мм шир., слабо серповидно изогнутые, с округлой верхушкой и суженным в черешок основанием. Верхние горизонтальные стенки клеток средней части борозды, не принадлежащие УА, осложнены сосочком. УА состоят из 2 замыкающих и 6 побочных клеток (2 из них полярные) . . . . *S. persulcata*

---

[5] Здесь и во всей статье мы придерживались терминологии, разработанной нами (Свешникова, 1970) для эпидермы листьев хвойных.

+ Листья 10—15 мм дл., 2—2.5 мм шир., в большинстве серповидно изогнутые, с округлой верхушкой, переходящей по большей части в очень маленькое острие, и четким черешком. УА моноциклические, число побочных клеток 6, верхняя горизонтальная стенка каждой побочной клетки осложнена выростом в виде сосочка . . *S. lagerheimii*

11. Ширина листьев 3 мм и более 12

+ Листья 1.5—2 мм шир., по-видимому, 90 мм дл.; УА моноциклические, число побочных клеток 6; УА в продольных рядах, ориентированы параллельно . . . . *S. scotica*

12. В средней части борозды верхняя горизонтальная стенка клеток ровная 13

+ В средней части борозды верхняя горизонтальная стенка клеток осложнена выростом в виде сосочка. Листья 3.5—4 мм шир., более 40 мм дл. УА моноциклические, число побочных клеток 4—8, верхняя горизонтальная стенка каждой побочной клетки осложнена выростом в виде сосочка; УА в неправильных рядах . . . . . *S. macrophylla*

13. УА в правильных рядах, число побочных клеток 4—6; УА ориентированы параллельно. Листья около 3 мм шир., 39 мм дл. . *S.* (?) *hallei* . .

+ УА в неправильных рядах, моноциклические, число побочных клеток 4—6, 2 из них полярные; верхняя горизонтальная стенка побочной клетки осложнена выростом в виде небольшого сосочка; УА ориентированы продольно. Листья 3—7 мм шир., более 40 мм дл., с округлой верхушкой и суживающиеся к основанию . . . . . . *S. samylinae*

Считаю своим приятным долгом выразить благодарность профессору B. Lundblad, заведущей Лабораторией палеоботаники Государственного музея естественной истории в Стокгольме (Швеция) за предоставленную возможность работы с ископаемым материалом в музее, а также сотрудникам Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР С. К. Черепанову, Н. Н. Имханицкой и С. Г. Жилину за ряд ценных советов.

ЛИТЕРАТУРА

Дорофеев П. И., Свешникова И. Н. (1959). О находке остатков рода *Sciadopitys* S. et Z. в верхнемеловых отложениях Урала. ДАН СССР, 128, 6. — Долуденко М. П. (1963). Новый вид *Sciadopitytes* из юрских отложений Западной Украины. Палеонтол. ж., 1. — Самылина В. А. (1963). Мезозойская флора нижнего течения Алдана. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 8, Палеоботаника, 4. — Свешникова И. Н. (1963). Определитель современных и ископаемых представителей *Sciadopityaceae* и *Taxodiaceae* по эпидерме листьев. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 8, Палеоботаника, 4. — Свешникова И. Н. (1970). О терминологии эпидермы листа современных и ископаемых хвойных. Бот. ж., 55, 4. — Свешникова И. Н., Буданцев Л. Ю. (1969). Ископаемые флоры Арктики, 1. Л., Наука. — Bose M. N. (1955). *Sciadopitytes variabilis* sp. nov. from the Arctic of Canada. Norsk Geol. Tidskr., 35. Oslo. — Florin R. (1922). On the geological history of the *Sciadopitineae*. Svensk Bot. Tidskr., 16, 2. Uppsala. — Florin R. (1931). Untersuchungen zur Stammesgeschichte der *Coniferales* und *Cordaitales*. Kungl. Svenska Vet.-Akad. Handl., ser. 3, 10, 1. Stockholm. — Goeppert H. B., Menge A. (1883). Die Flora des Bernsteins und ihre Beziehungen zur Flora der Tertiärformation und der Gegenwart, 1. Danzig. — Halle T. G. (1915). Some xerophytic leaf structures in mesozoic plants. Geol. Fören. Förhandl., 37, 5. Stockholm. — Heer O. (1868, 1874, 1877). Flora fossilis arctica, 1, 3, 4. Zürich. — Johansson N. (1920). Neue mesozoische Pflanzen aus Andö in Norwegen. Svensk Bot. Tidskr., 14, 2—3. Uppsala. — Menzel P. (1913). Beitrag zur Flora der Niederrheinischen Braunkohlenformation. Jahrb. K. Preuss. Geol. Landesanstalt Berlin, 34, 1, 1. — Schimper W. P., Schenk A. (1890). Handbuch der Palaeontologie. 2, Palaeophytologie. Münhen und Leipzig. — Weyland H., Kilpper K., Berendt W. (1967). Kritische Untersuchugen zur Kutikularanalyse Tertiärer Blätter. Palaeontographica, 120, B, 1—6, Stuttgart.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 17 VII 1980.

SUMMARY

A number of taxa of fossil conifers, formely referred to the genera *Sciadopitys* and *Sciadopitytes* has been critically investigated.

According to the remains of the isolated linear leaves, the epidermis structure of which is known, the new fossil genus *Sciadopityoides* is described. On the basis of the morphological and anatomical (epidermis) structure of their leaves the description and the key to the determination of 14 species of this genus is given.

УДК (582+577.95+581.5) : 582.738 (571.511)

Ю. П. Кожевников

К СИСТЕМАТИКЕ, БИОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ БОБОВЫХ *(FABACEAE)* НА ЮГО-ВОСТОКЕ ГОР БЫРРАНГА (ТАЙМЫР). II

JU. P. KOZHEVNIKOV. ADDITIONS TO TAXONOMY, BIOLOGY AND ECOLOGY OF PEA FAMILYES REPRESENTATIVES *FABACEAE* ON THE SOUTH-EAST OF THE BYRRANGA MOUNTAINS (TAIMYR). II

Продолжена характеристика распространения, экологии, состава спутников и вариабельности важных признаков у 7 видов рода *Oxytropis* и 1 вида рода *Hedysarum*. Приведено описание нового вида *Oxytropis norinii* Ju. Kozhevn.

В юго-восточной части гор Бырранга произрастают 12 видов из сем. *Fabaceae*, из которых 4 вида рода *Astragalus* и 1 вид рода *Oxytropis* были охарактеризованы в первом сообщении (Кожевников, 1981). Приводим характеристику остальных видов.

Oxytropis arctica R. Br. (рис. 1). Довольно редкий вид, отмечавшийся в исследованном нами районе всего дважды. В обилии произрастал на южном склоне горы (точнее горной складки), обращенной к р. Малахайтари близ р. Ледяной. Приурочен к нижней половине сухого склона, к дриадовым луговинам и щебнистым редкотравным участкам с *Carex bigelowii* ssp. *arctisibirica*, *C. rupestris*, *Festuca brachyphylla*, *Minuartia arctica*, *M. rubella*, *Pedicularis amoëna*, *Potentilla uniflora*, *Salix arctica*, *Saxifraga nivalis*, *S. bronchialis* ssp. *spinulosa*, *Senecio resedifolius* и другими петрофильными, достаточно банальными видами. Характерно, что довольно часто *O. arctica* растет рядом с *O. nigrescens*, но, очевидно, не гибридизирует с ним. Во всяком случае растений, которые можно было бы принять за гибриды этих видов, мы не видели.

Южный склон, где обнаружен *O. arctica*, представляет в данном районе наиболее благоприятное горное местообитание. Здесь встречены и другие виды, не найденные или крайне редкие в районе: *Kobresia myosuroides*, *Androsace bungeana*. В зависимости от локальных условий растения *Oxytropis arctica* выглядят по-разному. На щебнистых взлобках их побеги часто приподнимающиеся и в небольшом числе; цветочные стрелки в числе 1—6 с 3—4 цветками. Но по соседству со взлобками, в микрозападинках, где хорошо выражена почва, растения имеют облик густой куртинки до 10—11 см высотой с многочисленными прямостоячими побегами; число цветочных стрелок достигает 20, но число цветков на стрелке изменяется мало, составляя 4—5, редко 6. Размеры чашечки у растений того и другого типов колеблются от 6.5 до 8 мм дл. и 3—4 мм шир., с зубцами 1.5—3 мм дл. Размеры частей венчика весьма постоянны. Таким образом, конкретные условия произрастания оказывают влияние только на габитус растений, но основные диагностические признаки в данном случае с габитусом не связаны. Размах колебаний размеров чашечки на изученных нами растениях уже, чем указано Б. А. Юрцевым (1959) для всей таймырской популяции *O. arctica* (длина (5) 6—7 (8), ширина (3) 3.5—4.5 (5),

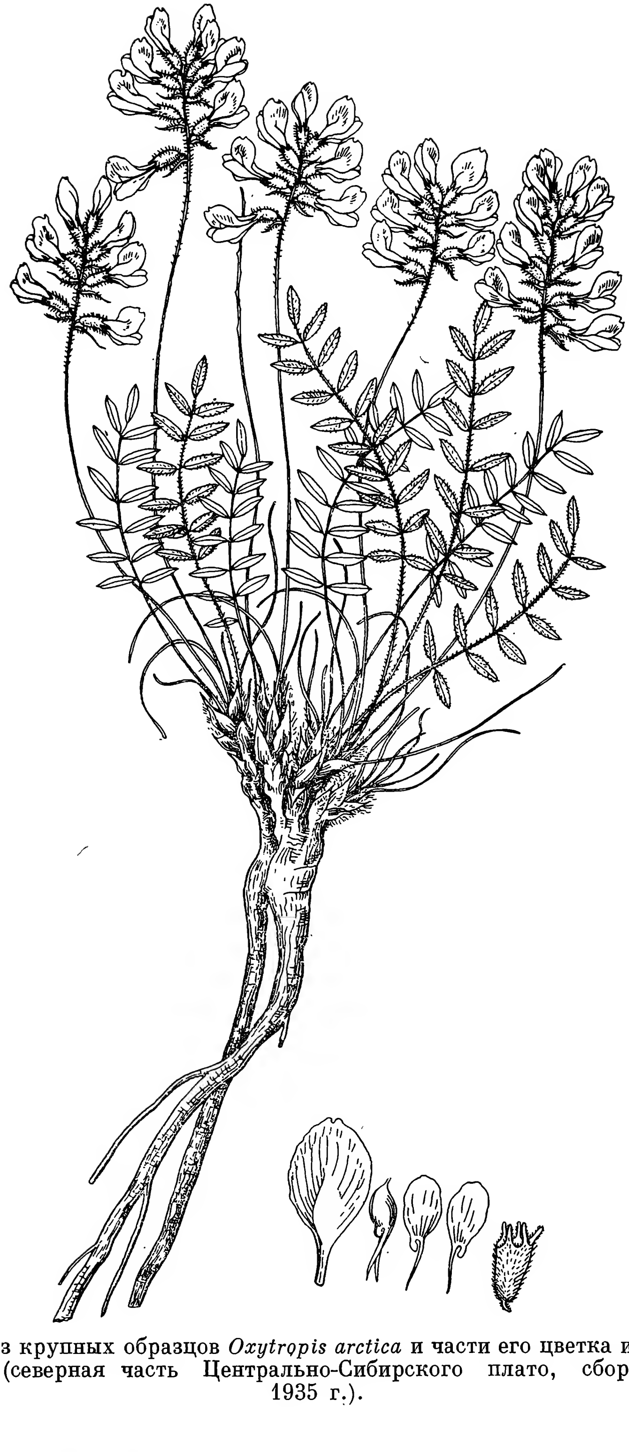


Рис. 1. Один из крупных образцов *Oxytropis arctica* и части его цветка из района устья р. Медвежки (северная часть Центрально-Сибирского плато, сборы Аврамчика, 1935 г.).

зубцы (1.5) 2—3 (5) мм), что и естественно, поскольку мы имеем дело только с одной местной популяцией. Различия габитуса в данном случае, по-видимому, представляют модификации, т. е. не закреплены наследственно.

Другая небольшая популяция этого вида найдена на скалах по южному борту долины речки близ выхода ее из гор на правобережье р. Малахай-тари в 15 км от устья. Скалы образованы крупнозернистым песчаником, дающим при разрушении дресву, обладающую значительной подвижностью. Растения на скалах произрастают очень рассеянно. Здесь отмечены *Androsace triflora*, *Cystopteris fragilis*, *Draba cinerea*, *Oxytropis middendorffii*, *Poa glauca*, *Potentilla nivea*, *Saxifraga bronchialis* ssp. *spinulosa*, *S. caespitosa*, *Silene paucifolia*, *Taraxacum ceratophorum*. Чашечка у отдельных растений этой популяции достигала 9 мм в длину, с зубцами — до 5 мм, хотя в целом растения были мелкие. Для канадских представителей этого вида указана длина чашечки до 1.5 см (Porsild, 1957).

Обнаруженные нами растения мы отличали от *Oxytropis adamsiana* сразу благодаря мелким листочкам, менее опушенным прилистникам, меньшему числу цветков в соцветиях. Однако прежние сборы *O. arctica*, особенно из района Норильска, отличаются от *O. adamsiana* довольно слабо, так как в связи с более теплым климатом имеют бо́льшие размеры. В приведенной Юрцевым (1959) таблице различий *O. arctica* и *O. adamsiana* только зубцы чашечки действительно отличают один вид от другого. Признаки же внешнего облика и соцветия, указанные для *O. adamsiana*, хорошо согласуются по крайней мере с частью растений *O. arctica* в наших сборах и прежних обильных сборах с Таймыра, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН). Бобы у исследуемых нами растений отсутствуют, но на прежних сборах хорошо видно, что отличий по бобам у рассматриваемых видов не существует. Надо полагать, что *O. arctica* и *O. adamsiana* состоят в очень близком родстве.

E. Hultén (1968) указал как на ключевой признак на наличие сосисковидных (sausagelike) выростов на прилистниках. Однако они встречаются не на всех прилистниках и обычно не столь обильны, чтобы привлечь внимание; в описании этого вида, данном Юрцевым (1959), об этих выростах вообще не упоминается. Рисунок *O. arctica* в статье Юрцева (цит. соч.) сделан с весьма мелкого растения, по-видимому, неотличимого от растений из Канадского архипелага, откуда этот вид описан. Указав, что «типическая *O. arctica* R. Br. из Канады выглядит как несколько редуцированная форма сибирской *O. arctica* Trautv.» (с. 239), Юрцев выделил последнюю как ssp. *taimyrensis* Jurtz. В действительности же растения, неотличимые от канадских, обычны и на Таймыре, в частности уже упоминавшаяся мелкая форма со щебнистых взлобков. Однако неясно — встречается ли в Канаде крупная форма *O. arctica*, которая в горах Бырранга растет рядом с мелкой, но все же в иной экологической обстановке? В Канаде *O. arctica* распространен к югу до Большого Невольничьего озера (Porsild, 1957), т. е. приблизительно до той же широты, что и в Сибири, откуда в Гербарий БИН доставлены особенно крупные экземпляры этого вида (рис. 1). Если в канадской популяции *O. arctica* существует такой же полиморфизм, как и в сибирской, то выделение последней в ранге подвида не оправдано. Но если существенный полиморфизм характеризует только сибирскую популяцию, то в качестве ssp. *taimyrensis* следует оценивать лишь крупные растения, полагая, что в таких случаях, как описано выше, два подвида могут произрастать по соседству, но в других местах существуют чистые популяции каждого из них.

В западной части гор Бырранга северная граница распространения *O. arctica* проведена по северным предгорьям (Юрцев, 1959), но в восточной их части обнаруженные нами местонахождения пока наиболее северные и они находятся к югу от водораздела этой горной страны. Однако на увалистой равнине между горами и Таймырским озером этот вид не отмечен, а *O. adamsiana* (рис. 2, *1*) встречается.

Oxytropis mertensiana Turcz. Распространен весьма спорадично. Обилен вместе с *O. nigrescens* в бугорковато-пятнистых травяно-дриадово-моховых тундрах на пологих скатах в лощины, в местах, где происходят сток талых вод, а также постоянный отток вод от подтаивания мерзлоты, в результате чего почвы здесь всегда влажные и хорошо гумусированные, а растительность имеет нивальный оттенок. Ее покрытие в таких тундрах достигает 90%. Видовой состав включает

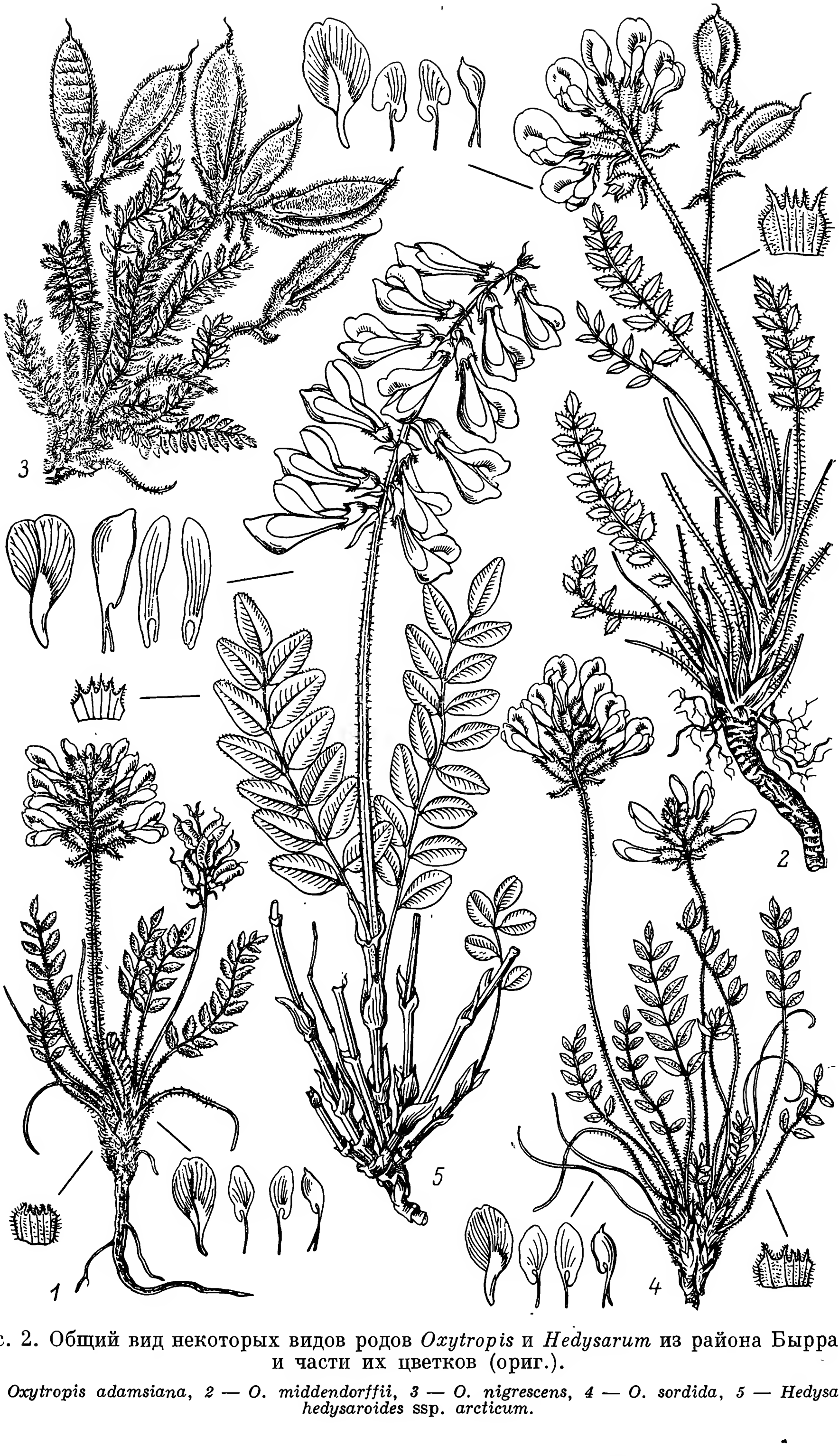


Рис. 2. Общий вид некоторых видов родов *Oxytropis* и *Hedysarum* из района Бырранга и части их цветков (ориг.).

1 — Oxytropis adamsiana, 2 — O. middendorffii, 3 — O. nigrescens, 4 — O. sordida, 5 — Hedysarum hedysaroides ssp. *arcticum.*

Arctagrostis latifolia, *Carex vaginata* ssp. *quasivaginata*, *C. fuliginosa* ssp. *misandra*, *Draba glacialis*, *D. pauciflora*, *D. pseudopilosa*, *Dryas octopetala*. ssp. *punctata*, *Eriophorum vaginatum*, *Festuca brachyphylla*, *Juncus biglumis*, *Lagotis glauca* ssp. *minor*, *Lloydia serotina*, *Luzula nivalis*, *Melandrium apetalum*, *Minuartia arctica*, *M. macrocarpa*, *M. rubella*, *Novosieversia gla-*

cialis, *Oxyria digyna*, *Parrya nudicaulis*, *Pedicularis dasyantha*, *Polygonum bistorta* ssp. *ellipticum*, *P. viviparum*, *Ranunculus nivalis*, *Rumex arcticus*, *Salix arctica*, *S. polaris*, *Saussurea tilesii*, *Saxifraga hieracifolia*, *S. hirculus*, *S. foliolosa*. Подобный состав спутников этого вида весьма характерен и в других областях, где он распространен, например на Чукотке.

Довольно обычен этот вид для I надпойменной террасы р. Малахайтари близ устья р. Ледяной в мохово-кассиоповой тундре близ большого снежника подножья, от которого идет грунтовый подток талых вод. Набор видов здесь был бедный: *Astragalus umbellatus*, *Carex fuliginosa* ssp. *misandra*, *Dryas octopetala* ssp. *punctata*, *Luzula nivalis*, *Novosieversia glacialis*, *Pedicularis amoëna* (единично) и *Salix reptans*.

Близ старичных озер в пределах увалистой равнины *Oxytropis mertensiana* встречается в луговинах на влажном песке. Эти луговины представляют собой неустойчивый элемент растительности, с покрытием 50—70 (90)%, и их флористический состав в значительной мере сборный. Он включает *Alopecurus alpinus*, *Antennaria villifera*, *Arctagrostis arundinacea*, *Armeria maritima* ssp. *arctica*, *Calamagrostis lapponica*, *Cardamine pratensis*, *Carex aquatilis* ssp. *stans*, *C. bigelowii* ssp. *arctisibirica*, *Deschampsia caespitosa* ssp. *borealis*, *Dryas octopetala* ssp. *punctata*, *Eriophorum scheuchzeri*, *Luzula confusa*, *L. nivalis*, *Minuartia arctica*, *M. macrocarpa*, *M. rubella*, *Papaver pulvinatum*, *Parrya nudicaulis*, *Pedicularis lapponica*, *P. oederi*, *P. verticillata*, *P. villosa*, *Polygonum viviparum*, *Salix arctica*, *S. nummularia*, *S. reptans*, *Saxifraga foliolosa*, *Stellaria ciliatosepala*, *Trisetum spicatum* Из других бобовых здесь обитают *Astragalus alpinus* ssp. *arcticus*, *A. umbellatus*, *Hedysarum hedysaroides* ssp. *arcticum*.

Чашечка у растений с Бырранга 6—7 мм длиной, т. е. короче, чем указано А. В. Положий (1960), — 7—8 мм. Бобы у быррангских растений едва достигают 10 мм длины вместо 15—20 мм, указанных тем же автором. Однако хотя ряд количественных признаков у наблюдавшихся нами растений имеет меньшие значения, чем в более южных районах, нельзя сказать, что популяции *Oxytropis mertensiana* в горах Бырранга угнетены.

Oxytropis middendorffii Trautv. (рис. 2, *2*). На изученной территории распространен повсеместно. Обитает на галечниках и валунниках вдоль речек с куртинной и пятнистой растительностью, на низких надпойменных террасах в луговинах и разных ивняках, в том числе в прогалинах крупных изолированных ивняков в верховьях р. Ниркайка-тари, в укрытой долине ручья близ предгорий. Изредка растет даже на голых пятнах суглинка в болотах на сниженных седловинах. Он обилен на днищах глубоких ложбин с влажным субстратом, прорезающих увалистые равнины, в дриадовых луговинах чуть выше центральной части ложбины с водотоком. Кроме того, из бобовых здесь обильны *Astragalus umbellatus* и *A. alpinus* ssp. *arcticus*. Снег в этих ложбинах залеживается, поэтому в начале августа здесь наблюдалось массовое цветение бобовых, а также *Dryas octopetala* ssp. *punctata* и *Parrya nudicaulis*, отцветших уже в других местообитаниях. Состав сообществ, кроме названных видов, включает *Arctagrostis arundinacea*, *Draba pilosa*, *Eutrema edwardsii*, *Lloydia serotina*, *Luzula confusa*, *Melandrium apetalum*, *Nardosmia gmelinii*, *Oxyria digyna*, *Pedicularis oederi*, *Poa arctica*, *Polygonum viviparum*, *Salix lanata* (одиночные, мелкие кустики), *S. polaris*, *Saxifraga hirculus*, *S. nelsoniana*, *Valeriana capitata*.

Степень развития растений *Oxytropis middendorffii* сильно зависит от условий обитания. На щебнисто-мелкоземистых участках склонов гор топодемы состоят обычно из сравнительно мелких растений (зато они раньше других начинают цвести). На пойменных луговинах и на галечниках с редкотравной растительностью куртины этого остролодочника достигают диаметра 40 и высоты 20 см. Однако даже у наиболее крупных растений листочки мелкие; их максимальные размеры — 8 мм в длину и 3.5 мм в ширину, тогда как Положий (1960) указала соответственно 7—12 (15) и 2—3 (4) мм. Таким образом, быррангская популяция *O. mid-*

dendorffii оказывается мелколистнее, чем чуть более южные популяции этого вида. На крупных растениях развивается до 20—25 цветочных стрелок с рыхлоголовчатыми соцветиями, насчитывающими 5—8 цветков. Наиболее крупные цветки мельче, чем указано Положий (1960). Они достигают максимум 20 мм. Длина чашечки варьирует от 8 до 11, длина ее зубцов — от 3 до 5 мм. Железистые бородавки на чашечке приурочены только к зубцам. Длина бобов варьирует от 15 до 20 мм. Прошлогодние бобы на растениях часто сохраняются, и их створки значительно опушены смесью белых и черных волосков.

Oxytropis nigrescens (Pall.) Fisch. (рис. 2, *3*). Повсеместно распространенный вид, произрастающий в самых различных условиях. На невысоких плоских вершинах гор обитает в редкотравных группировках на сланцеватом щебне с *Androsace triflora*, *Draba subcapitata*, *Draba* sp., *Eritrichium chamissonis*, *Erysimum pallasii*, *Melandrium affine*, *Novosieversia glacialis*, *Papaver radicatum*, *Pedicularis dasyantha*, *Poa pseudoabbreviata*, *Saussurea tilesii* (одиночные мелкие растения), *Saxifraga bronchialis* ssp. *spinulosa*, *S. caespitosa*. Все перечисленные растения рассеяны по голому щебню и мало приметны. Подобные местообитания подвержены влиянию сильных ветров, в зимнее время сдувающих снег и оголяющих субстрат, а летом выдувающих мелкозем.

В нижних частях гор *Oxytropis nigrescens* также предпочитает каменистые субстраты. Он охотно поселяется на каменистых уступах с лоскутного вида луговинами, составленными *Androsace bungeana*, *Arabis petraea* ssp. *umbrosa*, *Carex rupestris*, *Cystopteris fragilis*, *Draba hirta*, *Dryas octopetala* ssp. *punctata*, *Eritrichium villosum*, *Erysimum pallasii*, *Lloydia serotina*, *Melandrium affine*, *Minuartia arctica*, *M. rubella*, *Poa pratensis* ssp. *alpigena*, *Saussurea tilesii*, *Saxifraga nivalis*, *S. bronchialis* ssp. *spinulosa*, *Senecio resedifolius*, *Taraxacum arcticum* и др.

На щебнистых верхушках холмов с дриадовой тундрой *Oxytropis nigrescens* всегда присутствует в значительном количестве, его особи имеют высокую жизненность. Из не упомянутых выше видов на холмах обычно обитают *Festuca brachyphylla*, *Hierochloë alpina*, *Luzula confusa*, *Minuartia macrocarpa*, *Myosotis asiatica*, *Pedicularis amoena*, *Salix arctica*, *Silene paucifolia*.

Куртины *O. nigrescens* достигают диаметра 30 см. У растений на такой куртине может быть до 30 соцветий. Длина цветоносов в точности соответствует длине листьев. Длина цветков варьирует от 15 до 20, чашечки — от 7 до 10, а ее зубцов — от 2.5 до 4—5 мм. Число пар листочков колеблется от 4 до 8. В наиболее суровых условиях обитания обычны растения, у которых все листья имеют по 4 пары листочков, у других же такие листья чередуются с 5—6-парными. Поскольку малое число пар листочков на листе является основным признаком восточносибирского *O. tschuktschorum* Jurtz., отличающим этот вид от *O. nigrescens*, то, по всей вероятности, восточносибирскую популяцию следует выделять только как подвид, обособившийся в результате сегрегации одной из генетических форм *O. nigrescens*.

Oxytropis norinii **Ju. Kozhevn. sp. nov.** (рис. 3) (sect. *Baicalia* Stell. ex Bunge). Planta pulviniformis radice verticalica, 1.5 cm in diam. Pulvinus ca. 25 cm in diam., albescens in omnibus partibus plante dense pubescens. Stipulae scariosae basi connatae, acutae, uninervi, villosae. Folia 1—2 cm lg. verticillata, verticillis 5—7 cum (2) 3—4 (6) foliolus, foliola 2—4 mm lg., 0.4—0.5 mm lata pilis albis longis mollibus patentibus obtecta. Scapi subaequantes, 1—2 flori. Calyx 6.5—7.5 mm lg., tubulosus pilis albis vix cum nigris admixtis dense obtectus cum lanceolatis dentis 2—2.5 mm lg. Corolla caerulscente-violacea, 0.8—1.3 cm lg. Vexillum oblongo-ovoideum, 3—5 mm latum, apice emarginatum, emarginatura acute triangulata. Carina abis vix brevior vel eis aequilonga, 7—8 (9) mm lg. apice rostro 1 mm lg. instructa. Legumina coriacea vix inflata, 13—15 mm lg., sutura ventrali pilis longis albis cum nigris admixtis dense pubescentia.

Typus: Taimyr, Byrranga orientale, fl. Ledjanaja 8 km ad meridiem ab glaciem Neozhidanny, in parte superiore declivibus lapidoso-schistosis rariherbosa, 14 VII 1980, Ju. Kozhevnikov (LE).

Affinitas: Affinis *Oxytropis lanata* (Pall.) DC. sed pulviniformi, foliis brevioribus, numero foliorum in verticillo, dimensionibus foliolorum, calycis et corollae brevioribus, profunditatis emarginaturae vexilli, rostro carinae brevior, inflorescentiae pauciflorae 1—2 (nec 4—6) et pubescentiae valde densiore sat differt.

Nomen specificum ad honorem B. Norin vegetacio Subarcticae exploratoris datum.

Остролодочник Норина. Растение подушковидное, со стержневым корнем до 1.5 см в диам. Подушка до 25 см в диам., белесая от густого опушения всех частей растения. Прилистники пленчатые, сросшиеся у основания, острые, с одной жилкой, мохнатые. Листья 1—2 см дл. с 5—7 мутовками с (2) 3—4 (6) листочками 2—4 мм дл., 0.4—0.5 мм шир., покрытыми длинными, мягкими оттопыренными белыми волосками. Цветочные стрелки не превышают длину листьев, с 1—2 цветками. Чашечка 6.5—7.5 мм дл., трубчатая, густо опушенная белыми волосками с малой примесью черных, с ланцетными зубцами 2—2.5 мм дл. Венчик голубовато-сиреневый, 0.8—1.3 см дл. Флаг 3—5 мм шир., продолговато-яйцевидный, с глубокой остротреугольной выемкой на конце. Лодочка равной длины или чуть короче крыльев, 7—8 (9) мм дл., с носиком менее 1 мм дл. Бобы кожистые, слегка вздутые, 13—15 мм дл., густо опушенные длинными белыми и короткими черными волосками, с брюшной перегородкой.

Тип: Таймыр, восточная часть гор Бырранга, р. Ледяная в 8 км к югу от ледника Неожиданного, в верхней части каменисто-щебнистого редкотравного склона, 14 VII 1980, Ю. Кожевников (LE).

Родство: от *Oxytropis lanata* (Pall.) DC. отличается подушковидной жизненной формой, более короткими листьями с меньшим числом мутовок из более мелких листочков, короткими чашечкой и венчиком, глубокой выемкой на флаге, коротким носиком лодочки, соцветиями из 1—2 цветков (не 4—6), сильным опушением всего растения.

Вид назван в честь известного исследователя растительности Субарктики Б. Н. Норина.

Этот вид обнаружен только в одном месте, где растения были сосредоточены на низком отроге горы, выступающем в долину р. Ледяной. Он рос как на склонах, так и на гребне этого отрога с каменисто-щебнистой поверхностью и покрытием растительностью 10—15% (лишайники отсутствовали). В качестве спутников *Oxytropis norinii* отмечены *Androsace triflora*, *Artemisia borealis*, *Carex rupestris*, *Cerastium beeringianum*, *Draba pauciflora*, *D. lactea*, *Festuca brachyphylla*, *Erysimum pallassii*, *Luzula confusa*, *Minuartia rubella*, *Myosotis asiatica*, *Potentilla uniflora*, *Rhodiola rosea*, *Saxifraga bronchialis* ssp. *spinulosa*, *S. nivalis*, *Senecio resedifolius*. Новый вид отмечен также в нижней части юго-восточного каменисто-щебнистого склона соседней горы, но больше нигде не был обнаружен.

Существование в горах Бырранга вида *Oxytropis* из секции *Baicalia* весьма примечательно, поскольку ближайшее к Быррангам местонахождение представителя этой секции (*O. lanata*) приходится на Центральную Якутию и бассейн р. Ангары (Положий, 1960; Юрцев, 1964).

Oxytropis sordida (Willd.) Pers. (рис. 2, *4*). Впервые на нашем пути вниз по р. Малахай-тари встречен в 15 км от устья этой реки, где она распадается на множество проток, в связи с чем имеется много крупных островов, заливаемых в максимум паводка. Почвы на островах легкие иловато-песчаные. Отмечено большое разнообразие по экологическим условиям низких склонов террас и их окраин, представляющих собой тип местообитаний, на котором чаще всего растет *O. sordida*; с них этот вид способен расселяться на галечники. Надо полагать, что выше этот вид отсутствовал именно в связи с недостатком названных местообитаний, однако следует отметить, что данный район и в ландшафтном отношении

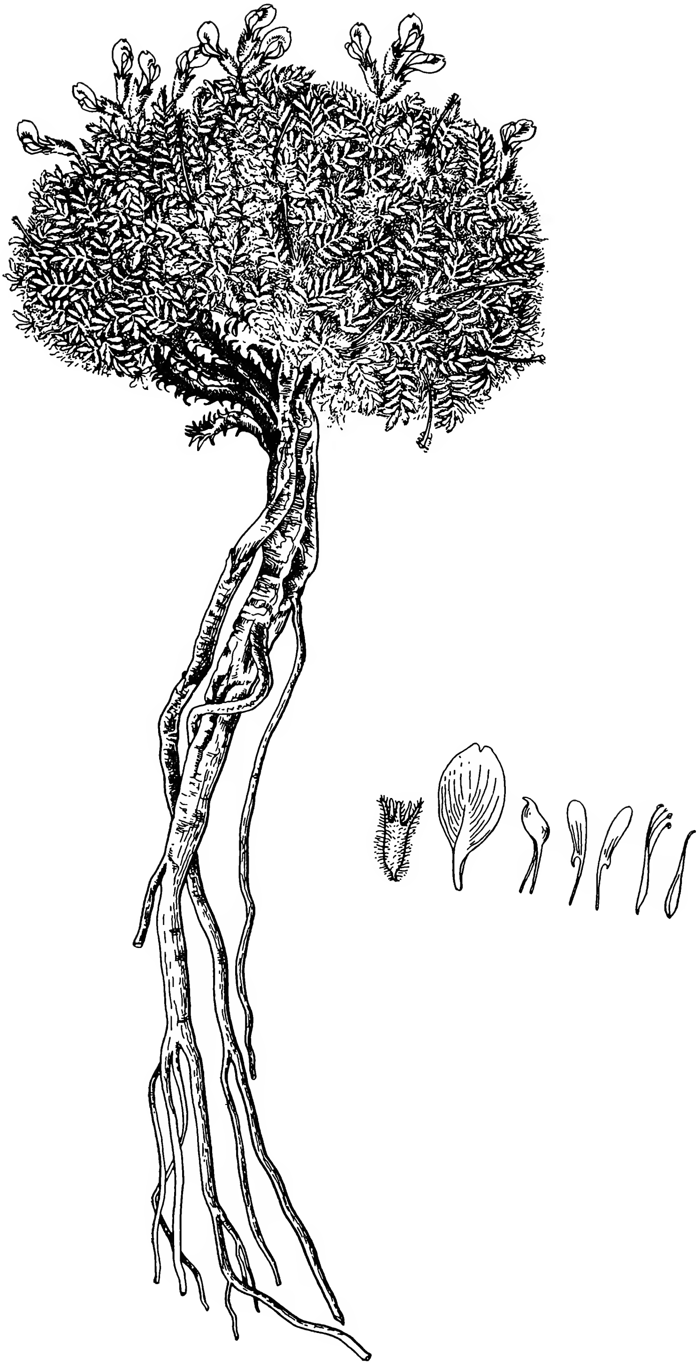


Рис. 3. Общий вид *Oxytropis norinii* и части его цветка.

отличается от выше расположенных. Это уже окраина увалистой равнины, тянущейся до самого Таймырского озера. Бобовые на приречных местообитаниях в этом районе были особенно широко представлены. Кроме *O. sordida*, здесь были массовы *O. middendorffii*, *Astragalus umbellatus*, *A. richardsonii*, *A. alpinus* ssp. *arctica*, но не было *Oxytropis nigrescens*, вероятно, потому, что горы (где он был) находились на значительном удалении (7—8 км) от реки.

Ниже по рекам Малахай-тари и Бикаде *O. sordida* отмечался регулярно. Чаще он приурочен к приречным местообитаниям, но на возвышениях с развеваемыми песками редок.

По кромкам высоких (около 3 м) надпойменных террас, на их склонах и на возвышенных участках бичевника *O. sordida* развивается особенно пышно, образуя чашеобразную куртину до 20 см в диаметре. Наиболее длинные цветоносы достигают 20, а листья — 12 см, число цветоносов обычно невелико — 5—6; число цветков на них 7—12; размеры чашечки 9—11×3—4 мм с длиной зубцов 3—3.5 мм; в опушении чашечки сильно преобладают короткие черные волоски (над длинными белыми).

На возвышенных участках бичевника, где растет *O. sordida*, покрытие растительностью достигает 70%. Здесь обитают *Androsace bungeana*, *Antennaria villifera*, *Astragalus alpinus* ssp. *arcticus*, *A. umbellatus*, *Dryas octopetala* ssp. *punctata*, *Festuca rubra* ssp. *arctica*, *Erigeron eriocephalus*, *Myosotis asiatica*, *Pachypleurum alpinum*, *Pedicularis oederi*, *P. villosa*, *Polemonium boreale*, *Polygonum viviparum*, *Salix pulchra*, *S. reptans*, *Stellaria ciliatosepala*, *Valeriana capitata*. На смежных участках склонов, где *Oxytropis sordida* также нередок, кроме того, добавляются *Androsace septentrionalis*, *Armeria maritima* ssp. *arctica*, *Artemisia borealis*, *Astragalus richardsonii*, *Festuca brachyphylla*, *Luzula confusa*, *Melandrium affine*, *Minuartia arctica*, *Papaver lapponicum*, *Pedicularis amoëna*, *Salix arctica*, *S. nummularia*. Местами на песчаных откосах (с крутизной 45°) к реке южной экспозиции *Oxytropis sordida* растет по соседству с *Androsace septentrionalis*, *Bromopsis pumpelliana* ssp. *arctica*, *Cerastium arvense*, *C. maximum*, *Draba cinerea*, *Festuca auriculata*, *Pachypleurum alpinum*, *Pedicularis villosa*, *Polemonium boreale*, *Potentilla arenosa*, *P. stipularis*, *Thymus serpyllum* s. l., *Trisetum spicatum*, т. е. в относительно термофильных сообществах с отдельными кустиками *Salix arctica* до 30 см высотой.

На некотором удалении от реки *Oxytropis sordida* встречается в кассиопово-дриадовых тундрах в верхней части скатов с наиболее возвышенных участков в депрессии. Он селится также на склонах холмов, маркирующих древний уровень поверхности рассеченной рыхлой толщи. Субстрат представлен здесь галькой с песком и небольшими валунами. Растительность имеет покрытие 30—70% и включает *Alopecurus alpinus*, *Cerastium maximum*, *Festuca brachyphylla*, *Minuartia arctica*, *Myosotis asiatica*, *Novosieversia glacialis*, *Salix arctica*, *Saxifraga cernua*, *S. nivalis*. Растения *Oxytropis sordida* здесь менее развиты. В местах весьма сомкнутого растительного покрова они имеют облик густых куртин, но на редкотравных заиленных галечниках куртинки образуются очень рыхлые.

В целом особи *O. sordida* в бассейне Бикады выглядят значительно более жизненными, чем в других местах Таймыра, насколько можно судить по их гербарию в БИНе. Однако изменчивость встреченных нами растений весьма существенна. Часто она связана с условиями произрастания и представляет, очевидно, генетические формы (аллеломорфы), различающиеся, в частности, по размерам листочков от 4—7×1.5—2.5 до 6—14×2—5.5 мм. Размеры цветков варьируют меньше — длина 15—20 мм; длина бобов заметно коррелирует с размерами всего растения — у мелких она составляет (без носика) 10—11, у крупных — 15—17 мм.

Большинство растений *O. sordida* в начале августа находилось еще в разгаре цветения.

Hedysarum hedysaroides (L.) Schinz et Thell. ssp. *arcticum* (B. Fedtsch.) P. W. Ball (рис. 2, *5*). В горах Бырранга, особенно в наиболее возвышенной их части, этот вид заметно тяготеет к скалистым местообитаниям и к луговинным участкам склонов в долины, экспонированным на юг. Подобное тяготение характеризует там довольно многие виды, указывая, что климат становится для них непригодным. По скалистым бортам широких долин ручьев, обращенным на юг, *H. hedysaroides* ssp. *arcticum* растет крупными клонами, в разгар цветения видными издалека. Кроме копеечника, на этих скалах обитают из бобовых *Astragalus umbellatus*, *A. richardsonii* и *A. alpinus* ssp. *arcticus*, образуя существенный вклад в фитомассу скальных луговин. Среди прочих растений этих луговин нужно отметить *Arabis petraea* ssp. *umbrosa*, *Draba* sp., *Dryas octopetala* ssp. *punctata*, *Festuca rubra* ssp. *arctica*, *Lloydia serotina*, *Myosotis asiatica*, *Oxyria digyna*, *Papaver lapponicum*, *Pedicularis amoëna*, *P. oederi*, *Rhodiola rosea*, *Salix arctica*, *S. glauca*, *Senecio resedifolius*, *Trisetum spicatum*, *Valeriana capitata*.

Ниже по р. Малахай-тари копеечник расширяет экологическую амплитуду, так как высота над уровнем моря становится меньше, а климат мягче (насколько это возможно на 75° с. ш.). Однако и тут он явно предпочитает околоречные скалы, обращенные на юг, на которых концентрируются все наиболее теплолюбивые виды местной флоры. Например, в 18 км от устья р. Ледяной вниз по р. Малахай-тари целая заросль копеечника обнаружена на скалах южного склона околоречного холма, где, кроме него, росли *Antennaria villifera*, *Arnica iljinii*, *Bromopsis pumpelliana*, *Carex rupestris*, *Cassiope tetragona*, *Cerastium maximum*, *Dryas octopetala* ssp. *punctata*, *Festuca brachyphylla*, *Lloydia serotina*, *Myosotis asiatica*, *Oxytropis middendorffii*, *Papaver* sp., *Parrya nudicaulis*, *Potentilla hyparctica*, *P. stipularis*, *Rhodiola rosea*, *Salix arctica*, *S. hastata*, *Saxifraga bronchialis* ssp. *funstonii*, *S. nivalis*, *Vaccinium uliginosum*. Некоторые из этих видов в иных условиях не встречаются или крайне редки. Копеечник в этом же районе впервые на нашем пути с водораздела Бырранга начал встречаться в пойменных луговинах. На шлейфах гор он наблюдался преимущественно во влажных эвтрофных тундрах с *Pedicularis oederi*, *P. capitata*, *Salix reticulata*, *Tofieldia coccinea* и др. В предгорьях Бырранга, в районе возвышенности Дюдытти-Нетти, копеечник еще довольно спорадичен, но уже близ устья р. Малахай-тари встречается регулярно. На увалистых околоречных равнинах он очень обилен в травяных ивнячках высотой 40—50 см на скатах в ложбины с озерками, заросшими арктофилой. В них этот вид произрастает с *Astragalus alpinus* ssp. *arcticus*, *A. umbellatus*, *Equisetum arvense*, *Myosotis asiatica*, *Pedicularis capitata*, *P. lapponica*, *P. villosa*, *Polygonum viviparum*, *Ranunculus borealis*, *Saxifraga cernua*, *S. hieracifolia*, *S. hirculus*, *Trisetum sibiricum* ssp. *litorale*, *Valeriana capitata*. Он обычен также в кассиопово-моховых тундрах на скатах к озерам в лощины, покрытых мелкой редкой *Salix reptans*, и на луговинных склончиках к реке вместе с *Astragalus umbellatus* и *Oxytropis adamsiana*; является постоянным компонентом олуговелой осоково-моховой растительности по берегам старичных озер (вместе с *Astragalus umbellatus*).

Высота быррангских растений этого вида только в редких случаях превышает 25 см. У хорошо развитых растений длина соцветия достигает 8—9 см, т. е. соцветие может быть растянутым, а не скученным, как обычно пишут в определительных таблицах, и состоящим из 8—18 цветков. В некоторых случаях в соцветиях совсем не развиваются центральные цветки, хотя прицветники на их месте имеются. Цветки, как правило, крупные — 20—30 мм; чашечка 5—7 мм длиной и 3—4 мм шириной с треугольными зубцами около 2 мм длиной. Лодочка длиннее флага не на 2—3 мм, как указывает Положий (1960), а на 3—5. Крылья в среднем равны длине лодочки.

Своеобразие быррангской популяции *Hedysarum hedysaroides* ssp. *arcticum* могло бы быть достаточным для выделения ее в качестве особого подвида, однако подобные растения встречаются и в других северных, в том числе таежных, районах, например на Индигирке, на Колыме, на Чукотке. *H. hedysaroides* — очень полиморфный вид, и для того чтобы его внешние рамки и внутривидовые единицы были достаточно определены, необходимо изучить его полиморфизм в природных популяциях. Копеечник бесспорно является энтомофилом, но не абсолютным. Если цветки его своевременно не были опылены шмелями, то гинецей и андроцей выдвигаются из венчика (лодочка при этом опускается), что, по-видимому, предназначается для перекрестного опыления ветром.

В заключение мне приятно выразить сердечную благодарность начальнику Полярной экспедиции БИНа Н. В. Ловелиусу, моему спутнику В. В. Рапоте и за помощь в составлении латинского диагноза остролодочника Норина С. Ю. Липшицу.

ЛИТЕРАТУРА

Кожевников Ю. П. (1981). К систематике, биологии и экологии представителей бобовых (*Fabaceae*) на юго-востоке гор Бырранга (Таймыр), I. Бот. ж., 66, 11. — Положий А. В. (1960). В кн.: Флора Красноярского края, 6, Томск. — Юрцев Б. А. (1959). Материалы к систематике арктических остролодочников. Бот. мат. герб. Бот. инст. АН СССР, 19. — Юрцев Б. А. (1964). Конспект системы секции *Baicalia* Bunge рода *Oxytropis* DC. Нов. сист. высш. раст. — Hultén E. (1968). Flora of Alaska and neighboring territories. Stanford. Univ. Press, California. — Porsild A. E. (1957). Illustrated flora of the Canadian arctic archipelago. Ottawa.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 9 XII 1980.

SUMMARY

The article continues the first report (Kozhevnikov, 1981) on the taxonomical peculiarities, biology, life conditions, and neighbouring species of 7 species of *Oxytropis* and 1 species of *Hedysarum* on the south-east of the Byrranga Mts. The new species *Oxytropis norinii* from Baikalia section, which is the Byrranga endemic, is described. *O. middendorffii* and *O. nigrescens* occurred to be the most common species. Some other members of the pea family on the territory studied have the limit of distribution or different ecological amplitude in mountains and beyond their limits. It is possible that *O. tschuktschorum* is not isolated enough from *O. nigrescens* and is likely to be treated in subspecies rank. The originality of the byrrangian *Hedysarum hedysaroides* population, which, nevertheless, can not have the subspecies rank because of the whole species polymorphism, is noted.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.84 : 582.381.2

Р. А. Воронина

СТРОЕНИЕ СТЕЛЫ В КОРНЕВЫХ СИСТЕМАХ У НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ПЛАУНОВ

R. A. VORONINA. THE STRUCTURE OF THE STELE IN THE ROOT SYSTEMS OF SOME *LYCOPODIUM* SPECIES

В корневых системах *Lycopodium annotinum*, *L. clavatum*, *Diphazium complanatum* могут быть выделены три сферы: базальная, средняя и сфера самых тонких изодихотомически ветвящихся корней. Корни каждой из этих сфер обладают рядом структурных особенностей. Показаны изменения в строении стелы при ответвлении корней различной толщины. Обсуждаются некоторые вопросы эволюции корней.

Немногие роды высших растений по своей геологической древности могут соперничать с плаунами. Род *Lycopodium* (понимаемый в широком объеме) сложился 300—400 млн. лет тому назад, а эволюционная ветвь ликопсид обособилась от других высших растений еще ранее (Fukarek, 1971; Mägdefrau, 1978). Можно предположить, что у предков, давших начало ликопсидам, побег и корень еще не получили типичных черт, характерных для современных высших растений. Наиболее убедительным доводом служит крайнее своеобразие ныне живущих ликопсид. В вегетативной сфере плаунов оригинальными чертами являются микрофиллия, верхушечное ветвление, особый тип стелы. Отмечены необычные черты в строении элементов протоксилемы (Bierhorst, 1960), флоэмы (Hébant et al., 1978) и особенности фенольного метаболизма (Voirin, Jay, 1978); гистогенез корней плаунов хорошо освещен в обзорных работах H. von Guttenberg (1964, 1966). Наличие у плаунов целого комплекса морфологических особенностей можно объяснить только тем, что в результате раннего обособления эволюция у них шла иным путем, нежели у других высших растений.

Обычно у плаунов подчеркивают не только их морфологическое своеобразие и обособленность от других растений (даже от таких ныне живущих ликопсид, как селагинеллы и изоэты), но и наличие несомненно архаичных черт. К ним относят верхушечное ветвление, плектостелу, сходство в строении побега и корня. Эти и другие черты дали основание считать плауны «живыми ископаемыми». Однако следует подчеркнуть, что плауны, по крайней мере виды плаунов флоры СССР, не являются вымирающими организмами: если им и угрожает гибель, то не потому, что они вытесняются с жизненной арены другими, более продвинутыми в эволюционном отношении высшими растениями, а потому, что человек нарушает экологические условия, которые в течение миллионов лет были необходимы для жизни этих стенотопных растений. Плауны как род сохранились на протяжении сотен миллионов лет и пронесли через геологические периоды свою структуру почти без изменений, доказав этим высокую приспособленность к условиям существования. Представляет интерес изучение всего комплекса структурных особенностей, обеспечивающих высокую приспособляемость плаунов к экологическим условиям. В литературе анатомическое строение плаунов, особенно их корней, освещено недостаточно. Наши знания основываются на давних трудах E. Strasburger (1873), H. Bruchmann (1874), M. Treub (1884), F. Meyer (1924), K. Goebel (1928—1930).

Работы более поздних лет посвящены только некоторым частным вопросам. E. Pixley (1968) изучила гистогенез в тонких корнях четырех видов плаунов и установила весьма своеобразные черты в развитии протоксилемы. C. Hébant с соавторами (1978) исследовали тонкую систему флоэмы.

Целью настоящей работы является более подробное анатомическое исследование корневых систем плаунов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Были изучены корневые системы *Lycopodium annotinum* L., *L. clavatum* L. и *Diphazium complanatum* (L.) Rothm. Материал собирали в Калужской обл. Фиксацию производили в ФАА с последующей промывкой в 96% спирте, обезвоживанием и заключением в парафин. Микротомные срезы толщиной от 10 до 20 мкм окрашивали гематоксилином по Делафильду и сафранином. Для получения полного представления о структуре корневой системы были выбраны корни в различных ее частях и с них были сделаны серии срезов, позволяющие выяснить особенности перестройки стелярных структур при переходе от одних участков дихоподия к другим.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В морфологическом отношении корневые системы у изученных видов плаунов имеют много общего.

Особь *L. annotinum* представляет собой систему дихотомически ветвящихся плагиотропных и ортотропных побегов. На плагиотропных побегах, стелющихся по поверхности почвы или прокладывающих путь в моховом покрове, образуются стеблеродные придаточные корни, которые закладываются в апикальной меристеме. H. Bruchmann (1874) установил, что придаточные корни в апексе побега плаунов образуются из нескольких слоев меристемы, т. е. их заложение идет по типу, который является промежуточным между экзогенным и флеогенным (Guttenberg, 1964).

На годичном приросте побегового дихоподия у *L. annotinum* могут возникнуть от одного до четырех придаточных корней в зависимости от условий обитания и величины прироста. Первый корень обычно закладывается на побеге сразу после того, как почка возобновления трогается в рост. Каждый придаточный корень в результате ряда ветвлений по верхушечному типу образует хорошо разветвленную корневую систему, простирающуюся в глубину до 15—20 см. Длительность жизни такой системы придаточного корня соответствует длительности жизни того участка побега, на котором она образовалась. Корневая система особи *L. annotinum* складывается из совокупности систем отдельных придаточных корней, последовательно возникающих и отмирающих по мере нарастания и отмирания побеговых систем.

Морфология корневой системы *L. clavatum* почти не отличается от описанной выше. У *D. complanatum* плагиотропные побеги, на которых закладываются придаточные корни, погружены в почву.

Корневая система отдельного придаточного корня *L. annotinum* формируется следующим образом. Придаточный корень I порядка, не ветвясь, достигает длины в несколько сантиметров, причем она зависит, видимо, прежде всего от того, какое расстояние должен преодолеть корень до внедрения во влажный горизонт почвы. Первое ветвление чаще всего анизотомное, а именно тритомическое, при котором средняя ось сохраняет лидирующее положение, а две другие расположены супротивно, но на несколько разных уровнях (рис. 1, *1*). У этого вида изодихотомия наблюдается редко, а у *L. clavatum* она характерна уже для первого ветвле-

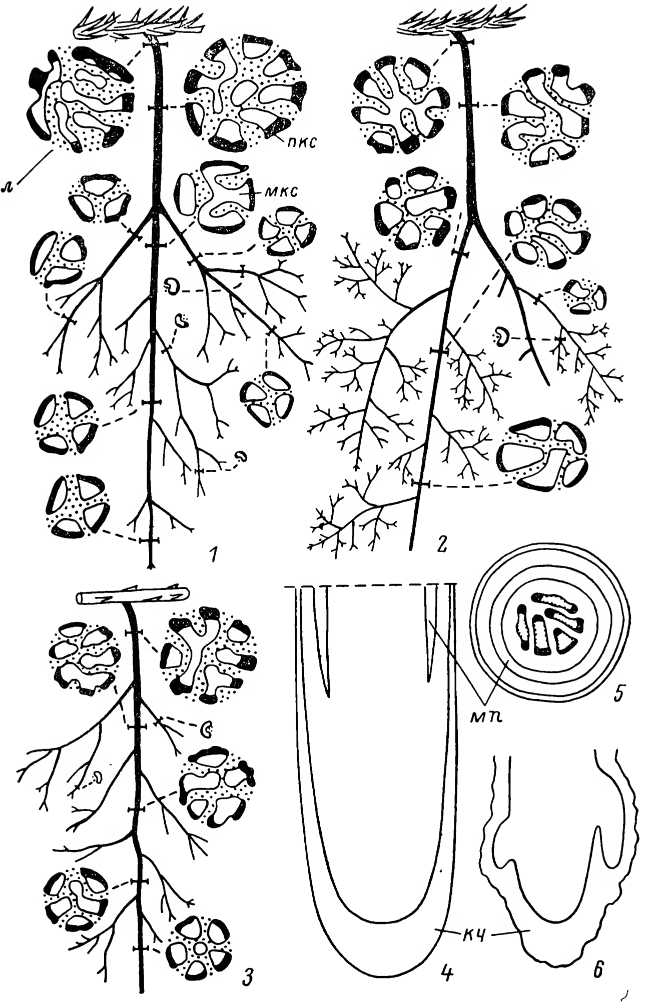


Рис. 1. Строение корневых систем (общая схема ветвления и структура стелы) у трех видов плаунов.

1, 4, 5 — *Lycopodium annotinum*; *2, 6* — *L. clavatum*; *3* — *Diphazium complanatum*.
кч — корневой чехлик, *мп* — межклетное пространство, *пкс* — протоксилема, *мкс* — метаксилема, *фл* — флоэма; *штриховыми* линиями обозначен уровень, на котором сделаны поперечные срезы.

ния корня. У *D. complanatum* ветвление резко анизотомное, при этом лидирующая ось по толщине почти не отличается от вышележащего участка, а другая ось очень тонкая (рис. 1, *2*, *3*).

При дальнейшем развитии корневой системы образуется разное число лидирующих осей, обладающих более энергичным линейным ростом. Каждая из этих осей представляет собой дихоподий, который составлен участками различных порядков в соответствии с числом анизотомных ветвлений. Более тонкие корни, образующиеся в результате анизотомного ветвления, растут медленнее и некоторое время продолжают ветвиться анизотомно, затем они переходят к изодихотомическому ветвлению и прекращают нарастать в длину. Лидирующие дихоподии, уменьшаясь в толщине по мере ветвления, также в конце концов переходят к изодихотомическому ветвлению и прекращают продвижение в почве. Дихоподий плаунов состоит из участков, относящихся к разным порядкам ветвления, осуществляемого в апексе корня. Изменение структуры дихоподия по мере удаления от апекса не отражает последовательных этапов морфогенеза дихоподия, так как корни, относящиеся к одному порядку ветвления, могут обладать резко различной структурой, и наоборот, корни различных порядков могут иметь сходную структуру. Корневая система, возникшая из одного придаточного корня, включает три сферы, различающиеся морфологически и функционально: базальную, среднюю и апикальную с наиболее тонкими изодихотомическими окончаниями. Корни, составляющие последнюю сферу, находятся в разных горизонтах почвы.

Базальной сферой мы называем ту часть корневой системы, которая начинается от места отхождения корня от стебля и кончается первым ветвлением, т. е. эта сфера представлена одним придаточным корнем I порядка. Корень обладает здесь цилиндрической стелой и мощной корой, резко дифференцированной на внутреннюю, среднюю и наружную зоны. Внутренняя зона сильно склеренхиматизирована. В средней зоне образуется межклетное пространство (рис. 1, *4*, *5*). Стела корня занимает относительно небольшой объем. Ксилема экзархная, состоит из восьми-десяти групп. Протоксилема располагается по окружности стелы обширными участками, разделяемыми узкими полосками флоэмы. Метаксилема созревает гораздо позднее (хотя ее элементы закладываются почти одновременно с элементами протоксилемы), когда корень уже теряет функцию всасывания и функционирует как проводящий орган. Ксилема испытывает многочисленные перестройки, выражающиеся в разъединении и слиянии ее групп. Эти перестройки хорошо прослеживаются на серии поперечных срезов. Структурные особенности ксилемы соответствуют представлению о «плектостеле», введенному Meyer (1924). В основании корня, т. е. вблизи стебля, ксилема образует более или менее ясно выраженные ленты, придающие корню черты стебля.

Общий план строения корня складывается в его апикальной части. Почти вплотную к апексу можно видеть и образование кольцевого межклетного пространства (рис. 1, *4*, *5*). Остатки чехлика можно проследить на значительном протяжении от апекса растущего корня, иногда вплоть до стебля.

Средняя сфера включает часть корневой системы от первого ответвления и до начала изодихотомического разветвления тонких корневых окончаний. Эта сфера охватывает бо́льшую часть корней всей корневой системы, в ней происходит обильное ветвление, что накладывает на структуру стелы определенный отпечаток и придает разнообразие корням, входящим в состав этой сферы. Для нее характерно анизотомное ветвление корней. Ветвление происходит под чехликом, под его защитой (рис. 1, *6*). Стелы дочерних корней после разветвления на значительном протяжении идут в коре материнского корня параллельно его собственной стеле, что дает возможность четко проследить перестройки структуры на серии поперечных срезов. В коре происходят структурные изменения, отражающие всасывающую функцию корней этой сферы. Склеренхимная зона исчезает уже после первого ветвления. Исчезает межклетная полость, отделяющая наружную кору от внутренних тканей. У *L. clavatum* и *D. complanatum* склеренхимный футляр во внутренней коре и межклетное пространство во внешней могут сохраняться в лидирующих дихоподиях и после первого ветвления.

Как отмечено ранее, при анизотомном ветвлении возникает различное число лидирующих дихоподиев с их более тонкими «боковыми» ответвлениями. Анатомически эта дифференциация корней выражается в их толщине, в характере тканей коры, в числе и расположении групп ксилемы и в структурных перестройках стелы при ветвлении. В лидирующих дихоподиях, входящих в состав средней сферы, число групп ксилемы уменьшается до 5—2. Чаще всего наблюдаются 4 группы ксилемы, между которыми крестообразно располагается флоэма. Более тонкие, не лидирующие дихоподии включают одну группу ксилемы, на поперечном разрезе имеющую полулунную форму. С утончением корней изменяется характер коры. Все ее клетки имеют тонкие оболочки, а межклетники почти исчезают.

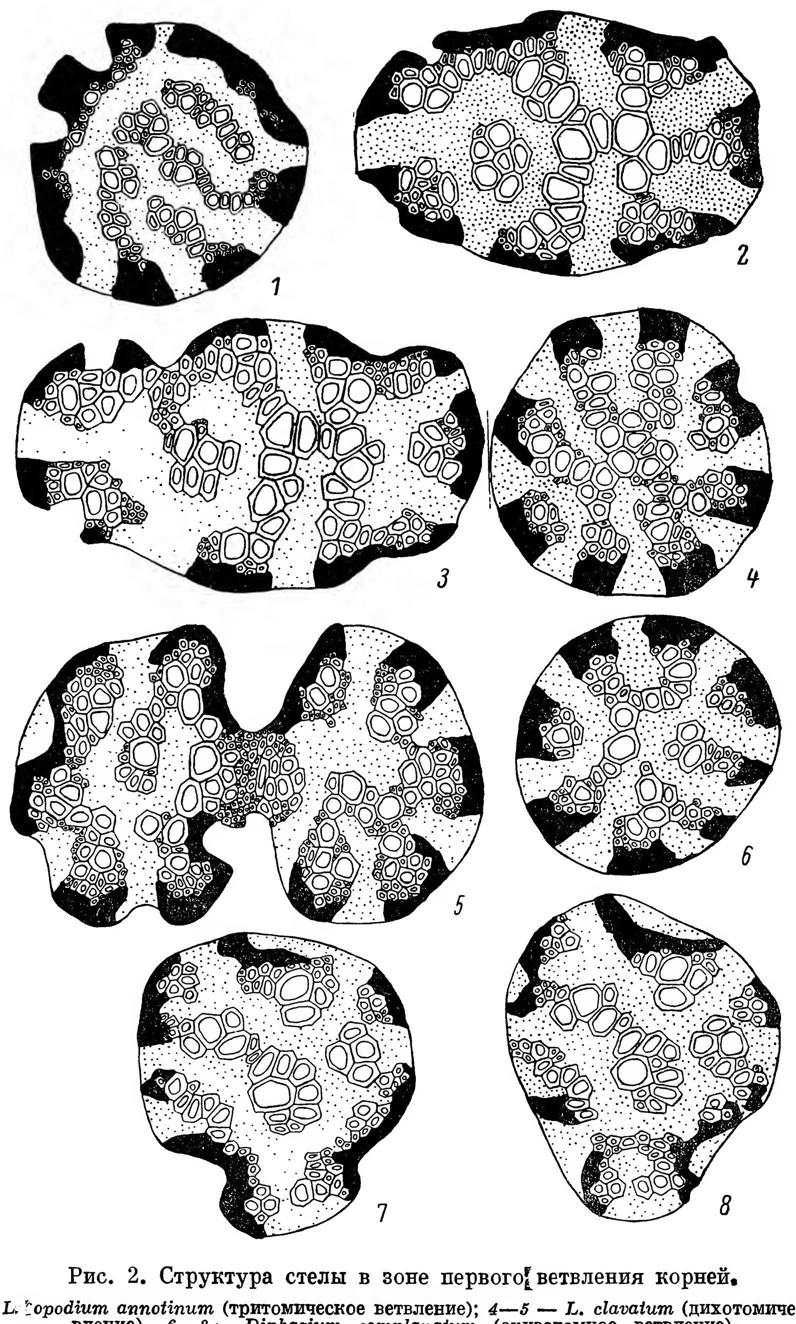


Рис. 2. Структура стелы в зоне первого ветвления корней.

1— — *Lycopodium annotinum* (тритомическое ветвление); *4—5 — L. clavatum* (дихотомическое ветвление), *6—8 — Diphazium complanatum* (анизотомное ветвление). Обозначения те же, как на рис. 1.

У *L. clavatum* и *D. complanatum* в лидирующих дихоподиях число групп ксилемных элементов сначала может быть 7—6, но вдоль дихоподиев также происходит постепенное уменьшение их числа.

У *L. annotinum* первое ветвление чаще всего представляет собою тритомию, при которой почти на одном уровне и в одной и той же плоскости возникают дочерние корни. На рис. 2 показаны перестройки структуры при первом ветвлении у разных видов. На рис. 2, *1* представлен поперечный срез проводящих тканей в основании корня I порядка. На рис. 2, *2* и *3* изображены срезы того же корня с участка, предшествующего первому ветвлению. При подготовке к первому ветвлению происходит уве-

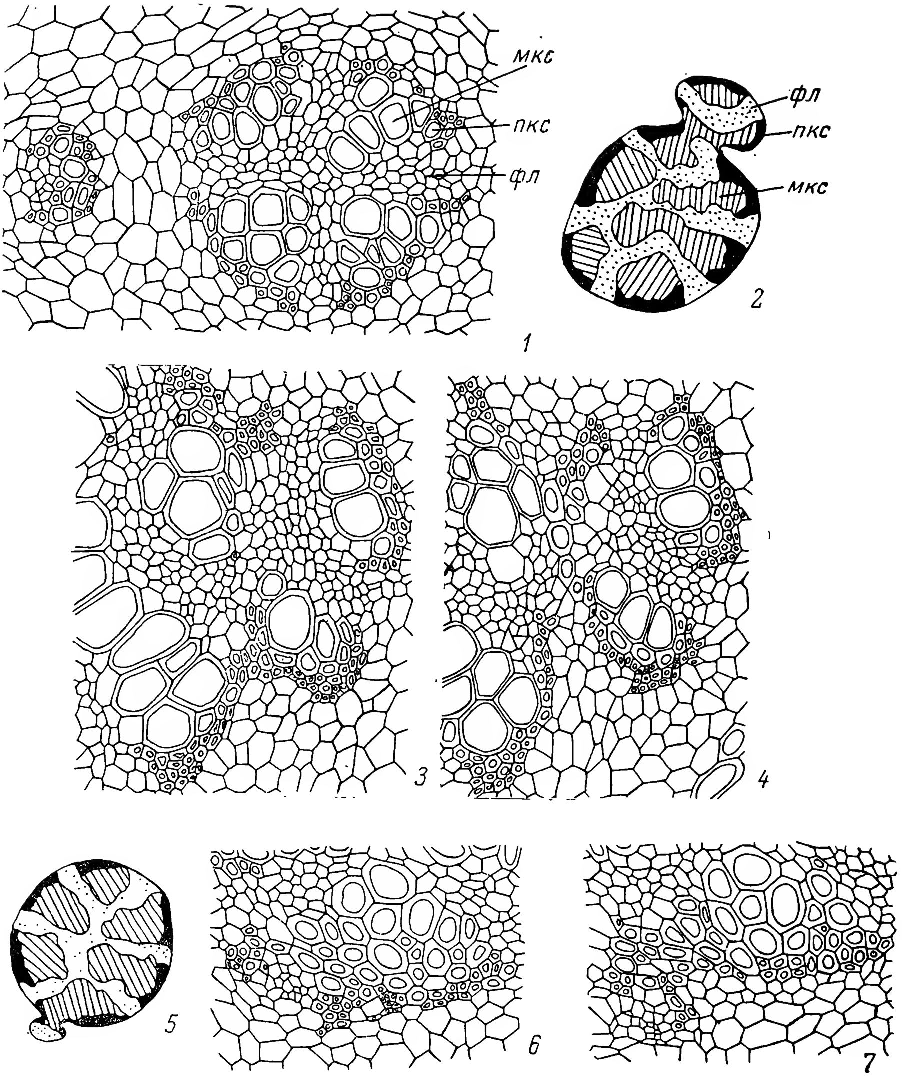


Рис. 3. Структура стелы при ветвлении в средней сфере корневых систем.

1 — Lycopodium annotinum; *2—4 — L. clavatum*; *5—7 — Diphazium complanatum.* Обозначения те же, как на рис. 1.

личение диаметра стелы. На поперечном срезе она приобретает овальную форму, вытягиваясь в направлении формирующихся корней. Элементы метаксилемы становятся более крупными. В самом участке ветвления массив стелы разбивается на три участка соответственно трем ответвлениям. На рис. 2, *2* и *3* показано, как некоторые ксилемные группы вытягиваются в направлении ответвления и отделяют веточки, продолжающиеся, не сливаясь, в стеле дочернего корня. Несколько ниже отделяются ветви в следующий дочерний корень. При этом каждый дочерний корень получает 2—3 тяжа ксилемы. У *L. annotinum* первое ветвление может быть и изодихотомическим.

У *L. clavatum* первое ветвление является, как правило, изодихотомическим. В придаточном корне I порядка от основания к месту ветвления наблюдается увеличение числа ксилемных групп от 8 (рис. 2, *4*) до 12 (рис. 2, *5*). В результате ветвления (рис. 2, *5*) образуются два корня с шестью группами ксилемных элементов в каждом.

У *D. complanatum* первое ветвление резко анизотомное. При этом всегда в тонкий дочерний корень ответвляются 2 группы ксилемных элемен-

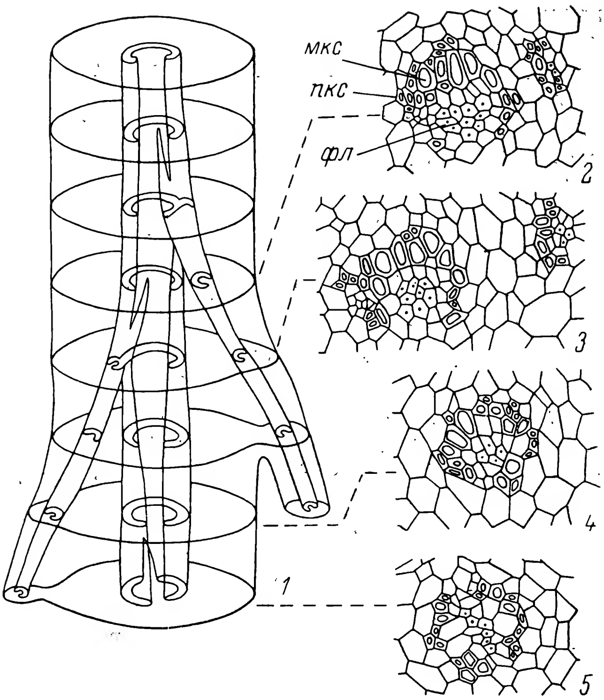


Рис. 4. Структура корня в зоне тритомического ветвления тонких корней у *Lycopodium annotinum*.

Обозначения те же, как на рис. 1.

тов, которые сразу же сливаются и образуют одну группу, имеющую на срезах полулунную форму (рис. 2, *6*, *8*).

В средних сферах корни *L. annotinum*, обладающие тремя-четырьмя тяжами ксилемных элементов, ветвятся, по одному плану. От двух соседних ксилемных групп материнского корня отчленяются по одной группе, которые сливаются в дочернем корне. Своей выпуклой стороной ксилемный тяж направлен к стеле материнского корня, а вогнутой, охватывающей флоэму, — наружу (рис. 3, *1*).

У *L. clavatum* только что описанный способ ветвления отмечается и для корней с тремя тяжами ксилемы. Лидирующие дихоподии с большим числом тяжей ксилемы ветвятся иначе. В ветвлении принимают участие два соседних тяжа ксилемы лидирующего дихоподия. От одного из этих тяжей сначала отделяется одна веточка, которая переходит в тонкий корень и остается в нем обособленной. Вслед за этим в тонкий корень ответвляется еще по одной веточке от двух тяжей ксилемы материнского корня (рис. 3, *2—4*). Таким образом, в результате ветвления тонкий корень получает три тяжа ксилемы, а лидирующий дихоподий сохраняет первоначальное число тяжей, не изменяющееся и при дальнейшем многократном ветвлении.

У *D. complanatum* в средней сфере корневой системы был отмечен еще один способ ветвления, когда от толстого материнского корня, имеющего много тяжей ксилемы, отходит тонкий корень (рис. 3, *5*), ксилемный тяж которого ответвляется только от одной группы ксилемы материнского корня (рис. 3, *6*, *7*).

У всех трех исследованных видов тонкие корни, имеющие одну группу ксилемы, могут ветвиться анизотомно (рис. 4, *1—5*). Как показано на рис. 4, *1* тритомическое ветвление происходит на несколько различных уровнях в одной плоскости. Следующее тритомическое ветвление идет в плоскости, перпендикулярной предыдущей. При подготовке к этому ветвлению полулунный участок ксилемы делится на две группы (рис. 4, *4*, *5*). Ветвление тонких корней всегда происходит во взаимно перпендикулярных плоскостях.

Сфера корневой системы с тонкими изодихотомически ветвящимися корнями резко отличается от предыдущих сфер. Как уже отмечено в литературе (Воронин, 1964; Pixley, 1968), у плаунов корневые окончания могут быть очень тонкими, до 0.12 мм. В стеле здесь имеется по одному тяжу проводящих элементов, объединяющему флоэму и ксилему, причем число элементов ксилемы может снижаться до 5—6. Как показано Pixley (1968), несколько первых элементов ксилемы возникают одновременно, располагаясь на поперечном срезе по дуге, ограничивающей будущую ксилемную группу. Обращает на себя внимание полное отсутствие межклетников как в коре, так и в стеле (рис. 5, *1*). При изотомическом ветвлении группа проводящих элементов изменяет форму наружных очертаний, приобретая гантелеобразный вид. Позднее тяж паренхимных клеток окончательно отделяет друг от друга две половинки «гантели». В двух вновь образованных тяжах устанавливается структура, свойственная тяжу проводящих элементов материнского корня (рис. 5, *2*—*6*).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Изложенный материал показывает большое своеобразие структуры корневых систем плаунов.

Группы элементов флоэмы и ксилемы обладают непостоянными очертаниями на поерепчных срезах, и часто бывает трудно определить границы отдельных групп. К одной группе элементов протоксилемы могут примыкать две группы или более метаксилемных элементов, и наоборот. Кроме того, ксилемная группа может быть совершенно лишена протоксилемы и со всех сторон окружена флоэмой. Протоксилемные элементы располагаются на периферии, а флоэма образует связанные между собой прослойки между элементами ксилемы.

В корнях плаунов часто бывает очень трудно подсчитать число очагов протоксилемы, т. е. определить архность стелы корня. В тонких корнях, имеющих одну группу ксилемных элементов, протоксилема возникает по всей выпуклой поверхности тяжа несколькими раздельными очагами. Как показала Pixley (1968), эти элементы возникают дискретно и в продольном направлении. В толстых корнях, особенно в придаточном корне I порядка, элементы протоксилемы расположены на периферии стелы почти непрерывным слоем, оставляя лишь небольшие просветы для контактов флоэмы с корой.

Дифференциация корневой системы на три сферы имеет приспособительное значение.

Плауны обитают на лесных почвах с равномерным и постоянным увлажнением, однако верхний горизонт может пересыхать. Корень первого порядка взял на себя функцию «прободения» верхнего горизонта, чтобы ветвление шло в более влажных и рыхлых горизонтах почвы. Необходимость защиты корня от высыхания вызвала появление мощного склеренхимного футляра и отрыв наружных слоев коры. Остатки чехлика, сохраняющиеся на поверхности растущего корня вплоть до стебля, также можно считать защитным приспособлением, функционирующим, пока не сформировались склеренхима и межклетное пространство.

В средней сфере сочетаются два типа приспособлений: к захвату новых объемов почвы и к всасыванию элементов почвенного питания. Первый тип приспособлений выражается в образовании энергично растущих лидирующих дихоподиев и обильном ветвлении, второй — в исчезновении склеренхимы и кольцевого межклетного пространства в коре, а также в образовании многочисленных корневых волосков.

В сфере, составленной самыми тонкими изодихотомически ветвящимися окончаниями, корни приспособлены к всасыванию элементов почвенного питания в освоенном объеме почвы. Линейный рост этих корней

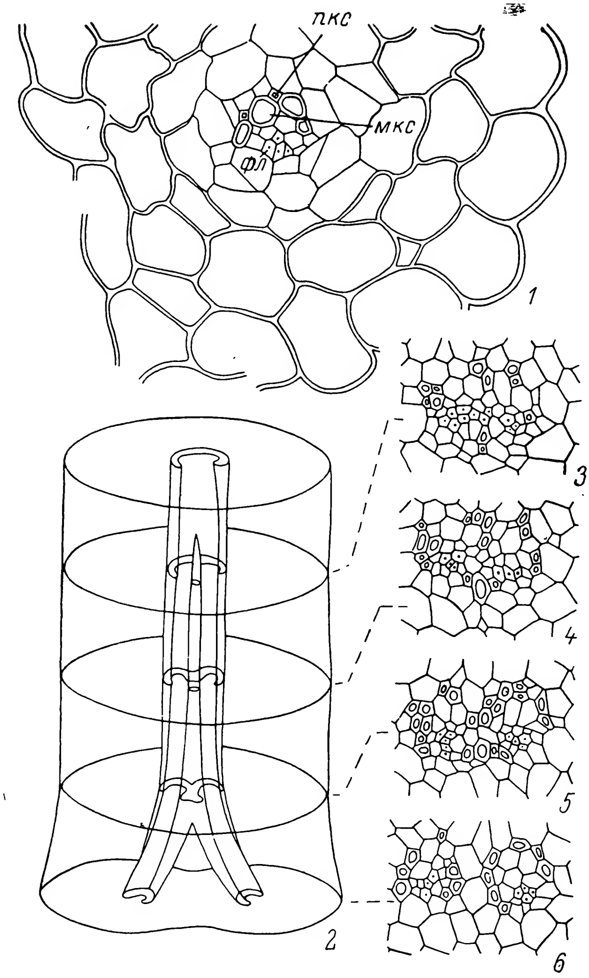


Рис. 5. Структура корня в зоне дихотомического ветвления (третья сфера) у *Lycopodium annotinum.*

Обозначения те же, как на рис. 1.

ослаблен и в конце концов прекращается. Изотомия приводит к увеличению общей всасывающей поверхности корневой системы. Высокая степень приспособленности к почвенному питанию выражается, во-первых, в уменьшении объема корней и обильном развитии корневых волосков, что приводит к общему относительному увеличению всасывающей поверхности, во-вторых, в исчезновении склеренхимных элементов в коре и, наконец, в общей редукции элементов стелы. В корнях плаунов, по-видимому, приспособление сосущих окончаний шло тем же путем, что и в корнях других высших растений. Наиболее полное выражение этого приспособительного процесса отмечено в предельно тонких корнях покрытосемянных (Воронин, 1964).

Исходя из общих представлений теломной теории (Zimmermann, 1965), естественно предположить, что описанные три сферы корневой системы отражают постепенное эволюционное преобразование какой-то исходной морфологической структуры в процессе приспособления к подземному образу жизни, т. е. представляют единый морфогенетический ряд. Если мы примем, что корневые окончания по своей структуре вторичны, то в этом случае имеются две возможности интерпретации базальной и средней сфер. Первая возможность заключается в том, что средняя сфера корневой системы представляет собой структуру, исходную как для тонких окончаний, так и для базальной сферы. С этой точки зрения, более близкая к стеблевой анатомическая структура базальной сферы могла сформироваться под влиянием побега. В процессе эволюции на эту сферу несомненно оказывала свое воздействие и вся корневая система. Вторая допустимая возможность заключается в том, что эволюционно первичной структурой обладает базальная сфера корневой системы и тогда среднюю сферу следует рассматривать как промежуточный результат той приспособительной эволюции, которая в дальнейшем привела к возникновению тонких сосущих окончаний.

С изложенным выше любопытно сравнить данные о структуре корневой системы у *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et Mart. (Strasburger, 1873; Stokey, 1907). У этого вида придаточные корни, как и у всех плаунов, закладываются только в апикальной меристеме побега. Однако они поворачивают к основанию побега и растут, не разветвляясь, до соприкосновения с почвой далеко от места своего заложения. Эти корни имеют только одну группу элементов ксилемы, охватывающую флоэму. После выхода из побега в почву корни дихотомически ветвятся. Можно думать, что морфологически они соответствуют корням третьей сферы у видов, рассмотренных в данной статье; средняя и тем более базальная сферы у *Huperzia selago* редуцированы. Как известно, *Huperzia* считается более примитивным родом, чем *Lycopodium* (Fukarek, 1971). Однако эта примитивность установлена на основании морфологии спороносных органов. Особенности же корневых систем и наличие выводковых почек указывают на сильную продвинутость вегетативных органов *Huperzia*. Таким образом, налицо явление гетеробатмии.

Как следует из литературных данных (Wilce, 1965; Fukarek, 1971; T. Sen, Sen U., 1978), большинство видов семейства *Huperziaceae* в тропиках живут эпифитно. В этих условиях корни, возникая в апексе побега и будучи оторванными от почвы, приспособились к прохождению в коре стебля от апекса до субстрата, что защитило их от высыхания. Возможно, что наземные формы, подобные *Huperzia selago*, возникли от эпифитных форм и, «спустившись на землю», сохранили вторичные черты своей структуры.

ЛИТЕРАТУРА

Воронин Н. С. (1964). Эволюция первичных структур в корнях растений. Уч. зап. Калужск. гос. пед. инст., 13. — Флора европейской части СССР. (1974). 1. — Bierhorst D. W. (1960). Observation on tracheary elements. Phytomorphology, 10, 3. — Bruchmann H. (1874). Über Anlage und Wachstum der Wurzel von *Lycopodium* und *Isoetes*. Zeitschr. Naturw., 8. — Fukarek F. (1971). Pteridophyta. In: Urania Pflanzenreich, I. Leipzig etc. Urania-Verlag. — Goebel K. (1928—1930). Organographie der Pflanzen. Jena. — Guttenberg H., v. (1964). Die Entwicklung der Wurzel. Phytomorphology, 14. — Guttenberg H., v. (1966). Histogenese der Pteridophyten. In: Handbuch der Pflanzenanatomie, 7, 2. — Hébant Ch., Guiraud R., Barthonnet J., Ba A. T. (1978). Le phloéme de *Lycopodium clavatum*; organization, ultrastructure et histochimie. Can. J. Bot., 56, 23. — Mägdefrau K. (1978). Pteridophyta. In: Strasburger E. Lehrbuch der Botanik, Aufl. 31. Jena. — Meyer F. J. (1924). Die *Lycopodium* Leitbündel als Leitbündel-typus eigener Art. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 42, 3. — Pixley E. (1968). A study of the ontogeny of the primary xylem in the roots of *Lycopodium*. Bot. Gaz., 129, 2. — Sen T., Sen U. (1978). Morphology, anatomy and taxonomy of *Lycopodiaceae* of the Darjeeling Himalayas. Fern Gaz., 11, 6. — Stokey A. G. (1907). The roots of *Lycopodium pithyoides*. Bot. Gaz., 44. — Strasburger E. (1873). Einige Bemerkungen über Lycopodiaceen. Bot. Zeit., 31. — Treub M. (1884). Etudes sur les Lycopodiacées. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, 4. — Voirin B., Jay M. (1978). Apport de la biochimie flavonique à la systematique du genre *Lycopodium*. Biochem. Syst. and Ecol., 6. — Wilce J. H. (1965). Section complanata of the genus *Lycopodium*. Beih. Nova Hedwigia, 19. — Zimmermann W. (1965). Die Telomtheorie. Stuttgart.

Московский государственный
педагогический институт.

Получено 23 II 1981.

УДК 511.1 : 576.312.32/.38 : 582.675

Т. С. Ростовцева

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА *RANUNCULACEAE*. II

T. S. ROSTOVTSEVA. CHROMOSOME NUMBERS OF SOME SPECIES OF THE FAMILY *RANUNCULACEAE*. II

Проведено кариологическое изучение 24 видов сем. *Ranunculaceae*.[1] у *Callianthemum angustifolium* ($2n=16$) число хромосом определено впервые. У *Aquilegia parviflora* обнаружено новое число хромосом — $2n=16$. У *Aconitum altaicum*, *Callianthemum angustifolium* и *Trollius altaicus* описана морфология хромосом.

Материалом для исследования служили корешки проростков семян и бутоны. Сбор семян и фиксацию бутонов проводили в природных условиях. Для части видов параллельно брали гербарные образцы, хранящиеся в Гербарии Центрального сибирского ботанического сада. Сборы проведены И. М. Красноборовым, С. А. Красниковой, Е. И. Коротковой и Т. С. Ростовцевой. Видовая принадлежность растений определена И. М. Красноборовым. Методика работы приведена ранее (Ростовцева, 1976). Ссылки на справочник «Хромосомные числа цветковых растений» даны в сокращении: ХЧЦР, 1969.

Aconitum altaicum. Число хромосом у этого вида $2n = 32$ (ХЧЦР, 1969). В настоящем исследовании подтверждено это число (см. таблицу). Соматические хромосомы показаны на рисунке, *а*. Длина хромосом от 2.5 до 9.2 мкм. Две пары хромосом имеют спутники на коротком плече.

A. barbatum. Наши данные по числу хромосом подтверждают более ранние определения (ХЧЦР, 1969; Малахова, 1971; Ануфриенко, Ростовцева, 1972; Ростовцева, 1977, и др.).

A. septentrionale (*A. excelsum*). Число хромосом у этого широко распространенного евразиатского вида $2n = 16$ (ХЧЦР, 1969; Малахова, 1971; Соколовская, 1972; Крогулевич, 1976а, и др.), что подтверждается нашими данными из пяти различных местообитаний.

Для широко распространенного в лесах Евразии вида *Actaea erythrocarpa* указывается число хромосом $2n = 16$ (ХЧЦР, 1969; Крогулевич, 1976а; Малахова и др., 1976). У исследованного нами образца из Красноярского края также $2n = 16$.

Для *Aquilegia glandulosa* указывается $2n = 14$, 16, 18 (ХЧЦР, 1969). У растений с Западного и Восточного Саянов $2n = 14$ (Малахова, 1971; Крогулевич, 1976а). У исследованного нами образца из Тувы $2n = 16$.

A. parviflora $2n = 14$ (ХЧЦР, 1969). У исследованного нами образца из Хабаровского края $2n = 16$.

Число хромосом у *A. sibirica* $2n = 14$ (ХЧЦР, 1969; Ростовцева, 1977). Нами было подтверждено это число.

У *Callianthemum angustifolium* число хромосом определено впервые — $2n = 16$ (см. рисунок, *б*). Хромосомы длиной от 4.2 до 12.0 мкм. Первая пара самых крупных хромосом имеет спутники. У следующих по величине трех пар заметны вторичные перетяжки. У близкого вида *C. sajanense* также $2n = 16$ (Малахова, 1971; Крогулевич, 1976а).

Caltha palustris — широко распространенный в Евразии, очень полиморфный вид, образующий множество форм. В литературе указывается $2n = 28$, 32, 48, 56 60 (ХЧЦР, 1969). Л. А. Малахова (1971) для растений из Западного Саяна определила $2n = 48$. А. П. Соколовская (1972) и Н. С. Морозова (1978) указывают для образцов из Ленинградской обл. тетраплоидное число — $2n = 32$. П. Г. Жукова и В. В. Петровский (1976) у растений из Западной Чукотки определили октоплоидное число — $2n =$

---

[1] Латинские названия растений даны по «Флоре СССР» и «Своду дополнений и изменений к „Флоре СССР“ (тт. I—XXX)» С. К. Черепанова (1973).

Числа хромосом исследованных видов семейства *Ranunculaceae*

Вид	Число хромосом		
	n	2 n	
Aconitum altaicum Steinb.		32	Горно-Алтайская автономная обл., Улаганский р-н, окр. с. Акташ, 2000 м над ур. м., тундра
A. barbatum Pers.	8		Горно-Алтайская автономная обл., Кош-Агачский р-н, окр. с. Курай, 2170 м над ур. м.
A. czekanovsky Steinb.	≈20—24		Тувинская АССР, Дзун-Хемчикский р-н, окр. пос. Куже-База, долина р. Куже, остепненный луг, герб. № 1211
A. septentrionale Koelle (*A. excelsum* Reichenb.)		16	Тувинская АССР, Каа-Хемский р-н, окр. с. Бельбей, берег р. Малый Енисей, южный склон
		16	Тувинская АССР, Дзун-Хемчикский р-н, хребет Западный Танну-Ола, верховья правого притока р. Кара-Адыр, елово-лиственничный лес, герб. № 891
		16	Тувинская АССР, Дзун-Хемчикский р-н, хребет Западный Танну-Ола, долина р. Улуг-Хондергей, в 35 км от г. Чадана, герб. № 1198
		16	Горно-Алтайская автономная обл., Турочакский р-н, Телецкое озеро, окр. с. Артыбаш
		16	Томская обл., Молчановский р-н, берег р. Оби, окр. пос. Могочин, герб. № 25
Actaea erythrocarpa Fisch.		16	Красноярский край, берег р. Енисей, окр. с. Усть-Пит, в лесу, герб. № 26
Aquilegia glandulosa Fisch. ex Link		16	Тувинская АССР, Дзуп-Хемчикский р-н, хребет Западный Танну-Ола, правый пригок р. Кара-Адыр, лиственнично-кедровый лес, 1850 м над ур. м.
A. parviflora Ledeb.		16	Хабаровский край, берег р. Амур, окр. с. Сусанино, герб. № 27
A. sibirica Lam.		14	Тувинская АССР, Дзун-Хемчикский р-н, хребет Западный Танну-Ола, правый приток р. Кара-Адыр, по берегу ручья, герб. № 884
Callianthemum angustifolium Witas.		16	Тувинская АССР, Барун-Хемчикский р-н, Западно-Саянский перевал, верховье р. Ак-Суг, 1900 м над ур. м.
		16	Горно-Алтайская автономная обл., Улаганский р-н, окр. с. Акташ, 2000 м над ур. м., тундра
Caltha palustris L.		32	Тувинская АССР, Дзун-Хемчикский р-н, окр. пос. Куже-База, заболоченный луг
Cimicifuga simplex (Wormsk. ex DC.) Turcz.	8		Приморский край, берег Уссурийского залива, бухта Шамора, в лесу, герб. № 28
Delphinium grandiflorum L.	8		Тувинская АССР, Тоджинский р-н, окр. с. Сыстыг-Хем, закустаренная осоково-тонконоговая степь, герб. № 126
D. elatum L.	16		Горно-Алтайская автономная обл., Улаганский р-н, окр. с. Акташ, долина р. Акташки, граница леса
D. elatum L.		32	Тувинская АССР, Дзун-Хемчикский р-н, хребет Западный Танну-Ола, верховье правого притока р. Кара-Адыр, 1400 м над ур. м., вейниковый луг., герб., № 897
Pulsatilla patens (L.) Mill.		16	Тувинская АССР, Бай-Тайгинский р-н, долина р. Малый Ак-Хем, бассейн р. Барлык, лиственничный лес
		16	Горно-Алтайская автономная обл., Улаганский р-н, окр. с. Чибит, луг

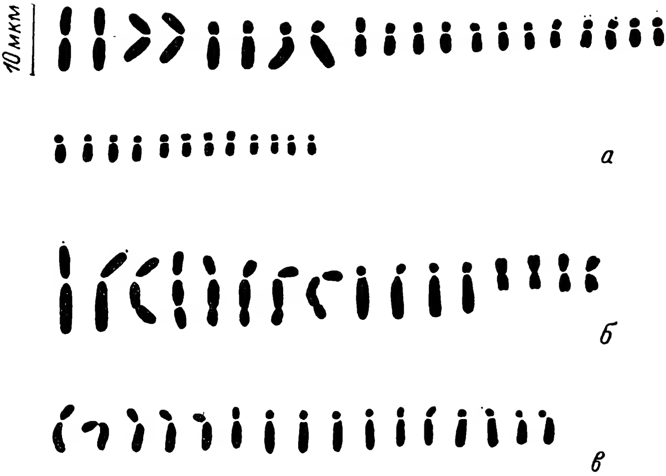
Продолжение

Вид	Число хромосом		
	n	2n	
P. turczaninovii Kryl. et Serg.		16	Тувинская АССР, Бай-Тайгинский р-н, окр. оз. Кара-Холь, каменистый склон, степь по западному берегу озера, 1600 м над ур. м. герб. № 875
Ranunculus grandifolius C. A. Mey.	≈14		Горно-Алтайская автономная обл., Онгудайский р-н, Семинский перевал, кедровое редколесье
		28	Тувинская АССР, Дзун-Хемчикский р-н, окр. пос. Куже-База, долина р. Куже, лиственнично-кедровый лес, 1900 м над ур. м.
R. polyanthemos L.		16	Тувинская АССР, Каа-Хемский р-н, окр. с. Бельбей, закочкаренный луг
		16	Тувинская АССР, Тоджинский р-н, окр. с. Сыстыг-Хем, луг, герб. № 394
Thalictrum baicalense Turcz. ex Ledeb.		14	Тувинская АССР, Каа-Хемский р-н, окр. с. Бельбей, влажный берег временной протоки р. Малый Енисей
T. foetidum L.		14	Тувинская АССР, Дзун-Хемчикский р-н, хребет Западный Танну-Ола, правый приток р. Кара-Адыр, луговая степь, герб. № 909
	7		Горно-Алтайская автономная обл., Онгудайский р-н, Чикетаманский перевал, мелкодерновинная степь
		14	Горно-Алтайская автономная обл., Онгудайский р-н, окр. дер. Хабаровка
T. minus L.		≈82—84 ≈78—80	Новосибирская обл., окр. Академгородка, лес
	≈38—40		Горно-Алтайская автономная обл., Улаганский р-н, дорога на Усть-Улаган, 12-й км, 1800 м над ур. м.
	≈40		Горно-Алтайская автомная обл., Кош-Агачский р-н, окр. с. Курай, лиственничный лес, 2170 м над ур. м.
		≈40	Тувинская АССР, Дзун-Хемчикский р-н, хребет Западный Танну-Ола, правый приток р. Кара-Адыр, лиственнично-кедровый лес, герб. № 906
T. petaloideum L.		14	Тувинская АССР, Каа-Хемский р-н, окр. с. Бельбей
		14	Горно-Алтайская автономная обл., Шебалинский р-н, окр. с. Топуча, луговая степь
T. simplex L.	28		Горно-Алтайская автономная обл., Онгудайский р-н, Чикетаманский перевал
Trollius altaicus C. A. Mey.		16	Горно-Алтайская автономная обл., Улаганский р-н, окр. с. Акташ, 2400 м над ур. м.
T. asiaticus L.		16	Тувинская АССР, Тоджинский р-н, окр. с. Сыстыг-Хем, лиственнично-березовый лес, герб. № 293

64. Тетраплоидное число хромосом указывается для образцов с севера Красноярского края и из Восточного Саяна (Крогулевич, 1976а, б, 1978), а также из одного местообитания в Туве (Ростовцева, 1977). По нашим данным, у растений из другого местообитания Тувы тоже 2n=32.

У *Cimicifuga simplex* 2n=16 (ХЧЦР, 1969), что подтверждается нашими данными. У растений из Приморского края гаплоидное число хромосом — n=8.

Delphinium elatum. Для этого вида указывается тетраплоидное число хромосом — 2n=32 (ХЧЦР, 1969; Малахова, 1971; Крогулевич, 1976а, б; Ростовцева, 1976). Нами было подтверждено это число на Алтае и в Туве.



Кариотипы: *а* — *Aconitum altaicum* (2n=32), *б* — *Callianthemum angustifolium* (2n=16), *в* — *Trollius altaicus* (2n=16).

У *D. grandiflorum* известно 2n=16, 32 (ХЧЦР, 1969). Для растений из Прибайкалья указывается диплоидное число — 2n=16 (Крогулевич, 1978). В материале из Тувы гаплоидное число хромосом — n=8.

Pulsatilla patens — широко распространенный в Евразии вид. В Сибири он очень полиморфный, образует формы, различающиеся по рассеченности листьев и окраске цветков. В литературе указывается 2n=16, 32 (ХЧЦР, 1969; Малахова, 1971; Ануфриенко, Ростовцева, 1972; Чупов, 1975; Крогулевич, 1978). Исследованные нами образцы из Тувы и Алтая имели диплоидное число — 2n=16.

У *P. turczaninovii* 2n=16, что подтверждает более ранние данные (ХЧЦР, 1969; Ростовцева, 1976).

Число хромосом у *Ranunculus grandifolius* определено нами ранее на материале из Хакасской автономной обл. — 2n=28 (Ануфриенко, Ростовцева, 1972). Такое же тетраплоидное число найдено и у образца из Тувы. Гаплоидное число хромосом у этого вида с Алтая удалось определить лишь приблизительно, n≈14.

R. polyanthemos — широко распространенный в Евразии, сильно варьирующий вид. Число хромосом 2n=16, 16+1—9 B, 32 (ХЧЦР, 1969). У растений из Ленинградской обл. (Соколовская, 1972) и из Хакасской автономной обл. (Ростовцева, 1976) 2n=16. В настоящем исследовании у образцов из двух местообитаний Тувы 2n=16.

У *Thalictrum baicalense* мы обнаружили 2n=14, что подтверждает более раннее сообщение Т. С. Матвеевой и А. Д. Тихоновой (ХЧЦР, 1969).

T. foetidum — широко распространенный в Евразии вид, имеет число хромосом 2n=14 (ХЧЦР, 1969; Ростовцева, 1976; Крогулевич, 1978). По нашим данным из трех новых местообитаний, число хромосом тоже 2n=14.

У широко распространенного в Евразии сборного вида *T. minus* имеется несколько хромосомных рас — 2n=40, 42, 48, 70—72, 84 (ХЧЦР, 1969; Бочанцева, 1972). Нами у этого вида из трех местообитаний Горно-Алтайской автономной обл. определено гаплоидное число хромосом n=21, а в одном местообитании Хакасской автономной обл. — n=42 (Ростовцева, 1976). В настоящем исследовании у образцов из двух высокогорных местообитаний Горно-Алтайской автономной обл. число хромосом удалось определить лишь приблизительно: гаплоидное число n≈38—40 и n≈40. У образцов из Новосибирской обл. диплоидное число хромосом определено также приблизительно: $2n \approx 82-84$ и $2n \approx 78-80$. У растений из одного местообитания в Туве $2n=40$.

У *T. petaloideum* нами определено число хромосом $2n=14$, что подтверждает имевшиеся данные (Крогулевич, 1978).

T. simplex — широко распространенный в Евразии вид. Указываются числа хромосом $2n=56$, 70 (ХЧЦР, 1969; Бочанцева, 1972). Ранее у образцов из двух местообитаний Алтая нами определено гаплоидное число хромосом у этого вида — $n=28$ (Ростовцева, 1976). В настоящей работе подтверждено это число.

Для *Trollius altaicus* в литературе указывается $2n=16$ (ХЧЦР, 1969; Крогулевич, 1978). По нашим данным, у растений из Горно-Алтайской автономной обл. также $2n=16$ (см. рисунок, *в*). Хромосомы длиной от 5.0 до 7.4 мкм. Первые три и шестая по величине пары хромосом — субметацентрические, остальные — субтелоцентрические, из которых одна пара со спутниками.

T. asiaticus. Число хромосом у этого вида $2n=16$ (ХЧЦР, 1969; Малахова, 1971; Крогулевич, 1976б, 1978). Наши данные для образцов из Тувы подтверждают это число.

ЛИТЕРАТУРА

Ануфриенко Т. Б., Ростовцева Т. С. (1972). Числа хромосом некоторых видов семейства *Ranunculaceae* Juss. ДАН СССР, 206, 5. — Бочанцева В. В. (1972). Хромосомные числа некоторых видов *Thalictrum* в европейской части СССР. Бот. ж., 57, 8. — Жукова П. Г., Петровский В. В. (1976). Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки. II. Бот. ж., 61, 7. — Крогулевич Р. Е. (1976а). Числа хромосом некоторых видов растений Тункинских Альп (Восточный Саян). Изв. СО АН СССР, сер. биол. наук, 3, 15. — Крогулевич Р. Е. (1976б). Роль полиплоидии в генезисе флоры Путорана. В кн.: Флора Путорана. Новосибирск, Наука. — Крогулевич Р. Е. (1978). Кариологический анализ видов флоры Восточного Саяна. В кн.: Флора Прибайкалья. Новосибирск, Наука. — Малахова Л. А. (1971). Числа хромосом высокогорных растений Западного Саяна. Научн. докл. высш. школы, биол. науки, 1. — Малахова Л. А., Козлова А. А., Дуброва Н. А., Карташова Н. Н. (1976). Изучение хромосом дикорастущих растений Приобья. IV. Кариотипы *Cimicifuga foetida*, *Actaea erythrocarpa* и *A. spicata*. Цитология, 18, 7. — Морозова Н. С. (1978). Биосистематическое изучение видов рода *Caltha* L. (*Ranunculaceae*) флоры СССР. Автореф. канд. дис. Л. — Ростовцева Т. С. (1976). Числа хромосом некоторых видов семейства *Ranunculaceae* Juss. Бот. ж., 61, 8. — Ростовцева Т. С. (1977). Числа хромосом некоторых видов растений юга Сибири. II. Бот. ж., 62, 7. — Соколовская А. П. (1972). Кариологическая характеристика флоры Ленинградской области. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 4, 21. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). Под ред. Ан. А. Федорова. Л., Наука. — Чупов В. С. (1975). Биосистематические исследования в трибе *Anemoneae* семейства *Ranunculaceae*. Автореф. канд. дис. Л.

Центральный сибирский
ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 27 VI 1979.

УДК 582.998.4 : 576.312.3

Э. А. Назарова

ЦИТОСИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ РОДА *KOELPINIA (ASTERACEAE)*

E. A. NAZAROVA, CYTOSYSTEMATIC INVESTIGATION OF THE GENUS *KOELPINIA (ASTERACEAE)*

Даны результаты цитотаксономического исследования видов рода *Koelpinia* из 29 популяций. Приводятся два основных числа — $x=6$ и $x=7$. Установлены следующие числа хромосом: *K. macrantha* $2n=12$, *K. tenuissima* $2n=14$, 42 и *K. linearis* $2n=14$, 42 и 56. Формы с $2n=40$ приведены как гибриды *K. linearis* × *K. macrantha*. Наблюдаются коррелятивные связи палиноморфологических данных с плоидностью циторас.

Род *Koelpinia* Pall. (сем. *Asteraceae*) встречается в Афганистане, Иране, Ираке, Средней Азии, на Кавказе, в Передней Азии, Северной Африке и Испании. Центр видового разнообразия приурочен к Афганистану, Ирану и Средней Азии, а в западной части ареала отмечен лишь один вид — *K. linearis* Pall.

Несмотря на олиготипность, общее число видов в роде *Koelpinia* (4—6) остается спорным. Исследователи флоры Средней Азии (Павлов, 1938; Никитин, 1960; Ковалевская, 1962; Васильченко, 1964, 1971) приводят разное число видов, указывая на наличие промежуточных форм. При этом они основываются на таких признаках, как общий габитус растения, ширина листьев и число жилок в них, диаметр корзинки, окраска цветков и морфология семянки.

Наблюдения над растениями видов рода *Koelpinia*, выращенными на экспериментальном участке Ботанического института АН АрмССР в течение 1977—1980 гг., позволили нам сделать некоторые выводы относительно объема видов. Так, *K. latifolia* C. Winkl. принимается нами в качестве синонима вида *K. linearis* Pall., поскольку их отличительные признаки — ширина листьев, число жилок на них, характер опушения обертки — сильно варьируют. То же относится к виду *K. turanica* Vass., который мы рассматриваем в качестве синонима вида *K. tenuissima* Pavl. et Lipsch. Корзинки этого вида содержат гетероморфные семянки: от совершенно прямых и гладких наружных до согнутых с многочисленными шипиками внутренних. Как показали наши наблюдения, даже в потомстве одного растения наблюдается варьирование этого признака, а в тех случаях, когда внутренние семянки не завязывались, растения характеризовались лишь гладкими и прямыми семянками (рис. 1, см. вклейку).

Мы предприняли кариологическое исследование видов рода *Koelpinia* — *K. linearis*, *K. macrantha* C. Winkl. и *K. tenuissima*. Материал был собран в поездках по Армянской ССР и Нахичеванской АССР, выписан из различных ботанических учреждений СССР, а также любезно предоставлен сотрудниками Ботанического института АН ТаджССР (г. Душанбе) Г. К. Кинзикаевой, Т. Ф. Кочкаревой, А. П. Ицкавиной, А. П. Чукавиной и В. Л. Чевтаевой, за что приносим им большую благодарность. Мы благодарим научного сотрудника БИН АН СССР О. И. Захарьеву за предоставление материала, собранного в экспедиции по Таджикистану, и профессора B. Valdés за материал, присланный из Испании. Хромосомы исследовали в метафазных пластинках в клетках кончиков корней на давленых препаратах по общепринятой методике (Агапова, 1974). Исследование же микроспоро- и микрогаметогенеза, а также строения пыльцевых зерен проводили по методике, описанной нами ранее (Назарова, 1968).

Первые сведения о числе хромосом в роде *Koelpinia* приводятся в работе G. Stebbins с соавторами (1953 : 403—416), в которой отмечено, что «*Koelpinia linearis* — наиболее хорошо известный вид небольшого рода, распространенного в юго-западной Азии и Северной Африке, имеет 54 маленькие хромосомы, напоминающие *Tolpis*. Этот вид, очевидно, гексаплоид с основным числом 9». Stebbins исследовал экземпляры *K. linearis*, выращенные в ботаническом саду Копенгагена. Место сбора этого материала неизвестно. Он исходил из того положения, что «в относительно примитивной подтрибе *Cichorinae* $x=9$ — единственное известное основное число». Исследования последних лет (ХЧЦР, 1969) показали наличие нескольких основных чисел в этой трибе — $x=6$, 7, 8 и 9. Позже D. Podlech и O. Bader (1974) исследовали виды рода *Koelpinia* из Афганистана. Как видно из таблицы, они приводят следующие числа хромосом: для *K. macrantha* $2n=12$, *K. tenuissima* $2n=14$ и *K. linearis* $2n=40$, причем авторы рассматривают последний как аллоплоид от скрещивания *K. macrantha* с тетраплоидной расой *K. tenuissima*.

Наши исследования подтверждают наличие двух основных чисел в роде *Koelpinia* — $x=6$ и $x=7$. Основное число 6 характерно для *K. macrantha*. Этот вид характеризуется лишь диплоидным числом хромо-

Числа хромосом у видов рода *Koelpinia*

Вид	Место сбора материала	2n	Автор, год
K. macrantha	Афганистан	12	Podlech, Bader, 1974
	УзССР, Ташкент, Бот. сад, 1975, 207 *	12	
	ТаджССР, хр. Ходжа-Казьян, 1977, 433	12	
K. tenuissima	Афганистан	14	Podlech, Bader, 1974
	ТаджССР, хр. Ходжа-Мумин, 1977, 434	14	
	ТССР, Южный Каракум, 1974, 335	42	
	ТаджССР, хр. Ходжа-Казьян, 1977, 435, 436	42	
	УзССР, Ташкент, Бот. сад, 1978, 610; 1979, 813	42	
K. linearis	ТаджССР, хр. Ходжа-Мастон, 1977, 429	14	
	ТаджССР, Варзобское ущ., 1980, 821	14	
	Афганистан	40	Podlech, Bader, 1974
	УзССР, Ташкент, Бот. сад, 1976, 428	42	
	ТССР, Ашхабад, Бот. сад, 1977, 430	42	
	ГДР, Берлин, Бот. сад, 1977, 537	42	
	АзССР, Нахичеван, с. Яйджи, 1977, 427	42	
	АрмССР, Мегринский р-н, р. Аракс, 1977, 426, 431	42	
	АрмССР, Октемберянский р-н, с. Сардарапат, 1975, 214	42	
	АрмССР, Араратский р-н, г. Ерах, 1978, 542	42	
	Испания, Альмерия, 1980, 817	42	
	Дания, Копенгаген, Бот. сад	54	Stebbins et al., 1953
	ТССР, Южный Каракум, 1974, 336	56	
	АзССР, Нахичеван, с. Яйджи, 1976, 250	56	
	АрмССР, Абовянский р-н, с. Ацаван, 1977, 425	56	
	АрмССР, Абовянский р-н, с. Вохчаберд, 1978, 543	56	
	АрмССР, Арташатский р-н, с. Геташен, 1979, 606	56	
K. linearis× *K. macrantha*	ТаджССР, хр. Ходжа-Мумин, 1977, 432	40	
	ТаджССР, Варзобское ущ., 1980, 823	40	
	ТаджССР, г. Бабатаг, 1980, 824	40	
	УзССР, Ташкент, Бот. сад., 1978, 611; 1979, 815	40	

* Цифра после года означает номер цитологической коллекции.

сом — 2n=12 и симметричным кариотипом: 5 пар метацентрических и одна пара субметацентрических хромосом. Дистальное плечо субметацентрических хромосом имеет крупный спутник (рис. 2, *б*, см. вклейку). То же число хромосом обнаружено и при изучении микроспорогенеза: в метафазе I хорошо видны 6 бивалентов (рис. 2, *в*). Интерфазные ядра у *K. macrantha* характеризуются наличием 11—12 крупных хромоцентров (рис. 2, *а*).

У *K. linearis* и *K. tenuissima* установлены полиплоидные ряды. Для *K. tenuissima* отмечено наличие ди- и гексаплоидных рас (2n=14, 42), а для *K. linearis* ди-, гекса- и октаплоидных рас (2n=14, 42 и 56). Так как хромосомы мелкие, от 1 до 5 мкм, у гекса- и октаплоидов судить о кариотипе трудно. Что же касается диплоидов, то они характеризуются наличием 6 пар метацентрических и одной пары самых мелких в наборе акроцентрических хромосом (рис. 2, *г—е*). Тетраплоидные расы ни у *K. linearis*, ни у *K. tenuissima* мы не обнаружили. Однако во флоре Средней Азии они, вероятно, представлены.

Цитораса с 2n=40, установленная Podlech и Bader (1974) на материале из Афганистана и нами из Таджикистана и Узбекистана, представляется нам гибридом между тетраплоидной расой *K. linearis* и *K. mac-*

rantha (рис. 1, *в*). Таким же гибридом между гексаплоидной расой *K. linearis* и *K. macrantha*, очевидно, является форма с 2n=54, изученная Stebbins.

Палиноморфологическое изучение циторас видов рода *Koelpinia* выявило интересные коррелятивные связи. Так, диплоидные циторасы характеризуются трехпоровой пыльцой. Пыльцевые зерна с полюса шестигранные, с экватора несколько сплюснутые, округлые, с 15 лакунами. Полярная ось достигает 26—30, а экваториальный диаметр — 31—35 мкм. У гекса- и октаплоидных циторас, а также у гибридов пыльцевые зерна крупнее: полярная ось — 31—41, а экваториальный диаметр — 37—47 мкм. Наряду с трехпоровыми образуются и четырехпоровые пыльцевые зерна, причем у октаплоидов и гибридов содержание четырехпоровых пыльцевых зерен возрастает, в некоторых случаях образуются только четырехпоровые пыльцевые зерна (рис. 2, *з*). Наблюдается и редукция числа лакун (от 20 до 6). Изменению признаков морфологии пыльцы у циторас рода *Koelpinia* посвящено специальное исследование.

Интерес представляет дальнейшее изучение вида *K. chrysoglochis* Rech., описанного из Ирака (Rechinger, 1977), а также *K. linearis* из Северной Африки. *K. linearis* — вариабельный вид, имеющий по сравнению с другими видами рода *Koelpinia* довольно широкий ареал и являющийся наиболее интересным в цитологическом отношении (наличие полиплоидного ряда и гибридных форм).

Виды рода *Koelpinia* в настоящее время претерпевают довольно интенсивный формообразовательный процесс, что находит отражение и в кариологической характеристике рода.

ЛИТЕРАТУРА

Агапова Н. Д. (1974). Сравнительно-кариологическая характеристика трех видов рода *Ornithogalum* L. Бот. ж., 59, 3. — Васильченко И. Т. (1964). Род Кельпиния — *Koelpinia* Pall. В кн.: Флора СССР, 29. М.; Л., Наука. — Васильченко И. Т. (1971). Что такое *Koelpinia latifolia* C. Winkl. Нов. сист. высш. раст., 8. — Ковалевская С. С. (1962). Род *Koelpinia* Pall. В кн.: Флора Узбекистана, 6. Ташкент, изд. АН УзССР. — Назарова Э. А. (1968). К изучению многоядерных микроспор *Crepis pannonica* (Jacq.) C. Koch. Биол. ж. Армении, 21, 8. — Никитин В. В. (1960). Род *Koelpinia* Pall. В кн.: Флора Туркмении, 7. Ашхабад, Изд. АН ТССР. — Павлов Н. В. (1938). Флора Центрального Казахстана, 3. М.; Л., Изд. АН СССР. — Хромосомные числа цветковых растений (1969). Под ред. Ан. А. Федорова. Л., Наука. — Podlech D., Bader O. (1974). Chromosomenstudien an Afghanischen Pflanzen, II. Mitt. Bot. Staatssamml. München, 11. — Rechinger K. H. (1977). Genus *Koelpinia* Pall. In: Flora Iranica, 122. — Stebbins G. L., Jenkins I. A., Walters M. S. (1953). Chromosomes and phylogeny in the *Compositae*, tribe *Cichorieae*. Univ. Calif. Press, 26.

Ботанический институт АН АрмССР,
Ереван.

Получено 13 II 1980.

УДК 005 : 576.16 (571.61/.64)

Т. Г. Буч, В. Д. Швыдкая

НОВЫЕ И РЕДКИЕ АДВЕНТИВНЫЕ ВИДЫ ФЛОРЫ ПРИМОРСКОГО КРАЯ

T. G. BUCH, V. D. SHVYDKAYA. NEW AND RARE ADVENTIVE SPECIES OF THE FLORA OF THE PRIMORSKY REGION

В 1973—1978 гг. во время обследования засоренности полей Приморского края были найдены 10 новых и редких адвентивных видов растений, из которых *Cassia tora*, *Ipomoea lacunosa* и *I. hederacea* собраны впервые на территории СССР, а 3 вида ранее не указывались для советского Дальнего Востока. Для 3 видов карантинных сорняков приведены новые местонахождения в Приморском крае.

В 1973—1978 гг. во время проведения полевых работ по обследованию засоренности полей сельскохозяйственных культур в Приморском крае мы нашли и собрали на животноводческих фермах, компостных буртах, на территориях отдельных совхозов и колхозов 10 новых и редких адвентивных видов растений.

В Приморский край эти виды попали вместе с ввозимой из США соей, отходы которой скармливались скоту, а навоз вносился на поля или бесконтрольно хранился на животноводческих фермах или в компостных буртах вдоль шоссейных дорог. Наибольший интерес представляют такие виды, как *Cassia tora*, *Ipomoea lacunosa* и *I. hederacea*, ранее для территории СССР не указывавшиеся («Флора СССР», 1945, т. 11; 1953, т. 19). Приводим характеристику каждого из них на основании анализа собранных образцов и с учетом литературных данных (Abrams, 1944; Gleason, 1952).

По N. Melchior (1964), род *Cassia* L. относится к трибе *Cassieae* сем. *Fabaceae* и содержит 500 тропических и субтропических видов. J. Willis (1966) приводит для различных районов мира 500—600 древесных, кустарниковых и травянистых видов этого рода. Во «Флоре СССР» (1945, т. 11) род *Cassia* представлен лишь одним североамериканским видом *C. marylandica* L. — декоративным и лекарственным растением, разводимым в Закавказье. А. А. Гроссгейм (1949) приводит еще три вида: *C. acutifolia* Delile и *C. obovata* Coll., интродуцированных на Черноморском побережье в качестве лекарственных растений, и один сорный вид *C. nictidans* L. N. Britton и A. Brown (1936) считают *C. tora* сорным растением, широко распространенным в США, Канаде, Англии и в других странах. В Приморье *C. tora* собран в 1973—1976 гг. на животноводческих фермах в окрестностях г. Артема и около с. Кондратеновка Уссурийского р-на в фазе 3—4 листьев. На компостных буртах вблизи с. Раковка того же района собраны единичные экземпляры в фазе цветения. Они росли вместе с такими заносными видами, как *Panicum dichotomiflorum* Michx., *Sida spinosa* L. и др.

Cassia tora L. — однолетнее травянистое растение. Стебель прямой, слабоветвистый, голый, до 50 см выс. Листья парноперистосложные, 18—20 см дл., с 2—4 парами обратнояйцевидных листочков на коротких черешочках; листочки 3—5 см дл., 2—2.8 см шир., в основании суженные, на верхушке тупо закругленные. Цветки желтые, 6—10 мм дл., 5—6 мм шир., по 2—3 в пазухах листьев. Чашечка пятизубчатая, с продолговатыми долями. Тычинок 10, из которых 3 недоразвиты. Боб 2.5—3 см дл., линейный, слегка сплюснутый, сильно изогнутый, на длинной плодоножке. Семя продолговато-округлое или ромбическое, 3—4.8 мм дл., 2.5—4.8 мм шир., в основании и на верхушке косо срезанное или трапециевидное, гладкое, блестящее, коричневато-зеленое, с характерными лентовидными, более светлого цвета полосками по бокам (рис. 1).

Проведенные в течение ряда лет наблюдения выявили, что указанный вид, как и ранее описанный *Sesbania exaltata* (Rafin.) Cory (Буч, Швыдкая, 1979), также занесенный из Северной Америки, не успевают образовать семена до наступления осенних заморозков в конце сентября. Следовательно, этот вид в Приморском крае широко не распространится.

Род *Ipomoea* L., согласно Melchior, относится к трибе *Convolvuleae* сем. *Convolvulaceae* и включает 400 видов, распространенных главным образом в тропиках и субтропиках Америки и Австралии. Willis (1966) указывает для этого рода 500 видов.

Ipomoea lacunosa L. — однолетнее корнеотпрысковое растение с мощной корневой системой. Стебель ветвистый, у основания вьющийся, до 50—60 см дл. Листья тонкие, с сердцевидными основаниями, овальные угловатые или трехлопастные, цельнокрайные; центральная лопасть листа иногда заостренная. Цветоносы толще черешков листьев. Цветки воронковидные, розовые, по краю пурпурные, при распускании 10—12 мм в диам. Чашелистики продолговато-ланцетные, заостренные, на верхуш-

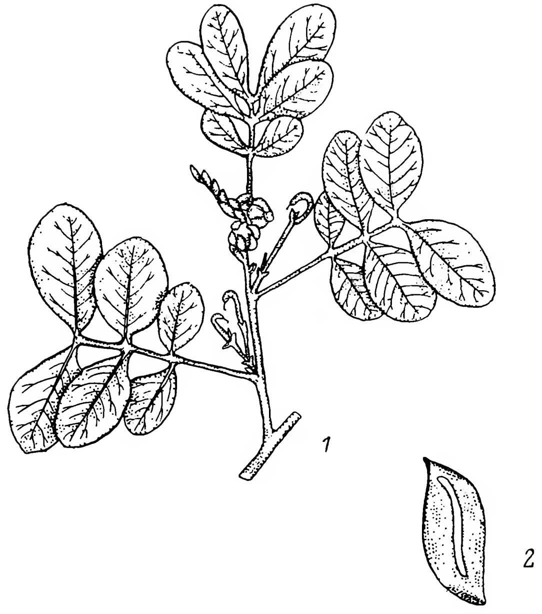


Рис. 1. *Cassia tora*.

1 — общий вид генеративного побега ($^1/_{10}$ нат. вел.); *2* — семя, ×10.

ках с шипиком. Венчик на $^1/_3$ выступающий из чашечки; после полудня краска венчика меняется, становится ярко-пурпурной или темно-малиновой. Коробочка шаровидная, до 5 мм в диам., раскрывается четырьмя створками. Семя 3.8—4.2 мм дл., 3—3.5 мм шир., тупотрехгранное, матовое, гладкое, сильно выпуклое со стороны спинки, темно-коричневое или черное. Семенной рубчик достигает $^1/_3$ длины семени, окружен валиком (рис. 2, *3*, *4*).

Britton и Brown считают *I. lacunosa* сорным видом, широко распространенным в США, Канаде и Англии. По «Флоре СССР» (1953, т. 19), род *Ipomoea* насчитывает 300 видов, большинство которых распространено в тропиках. Для СССР приводятся четыре вида: *I. batatas* (L.) Lam., *I. hispida* (Vahl) Roem. et Schult., *I. purpurea* (L.) Roth, *I. sibirica* (L.) Pers.

В Приморском крае *I. lacunosa* была найдена на питомнике ягодных кустарников близ с. Кондратеновка Уссурийского р-на в цветущем и плодоносящем состоянии 25 X 1975 и 20 X 1976 вместе с *I. hederacea*, *I. purpurea*, *Solanum rostratum* и др.

Ipomoea hederacea Jacq. — однолетнее растение, густо опушенное длинными рыжевато-бурыми волосками. Стебель в основании сильно ветвистый, вьющийся, до 50—60 см дл. Листья тонкие, трехраздельные, в основании сердцевидные, с заостренными лопастями, особенно — центральной, цельнокрайные, опушенные, длинночерешковые. Цветки собраны по 1—3 в пазухах листьев. Цветоножки короче черешков листьев. Чашелистики ланцетные, густо-рыжеволосистые, заостренные. Венчик воронковидный, с белой трубкой и ярко-голубым отгибом, 3.6—4.6 см дл., 2.5—3.4 см в диам.; после отцветания венчик становится фиолетово-розовым. Коробочка 10—15 мм в диам., шаровидно-сплюснутая, трехстворчатая, вдвое короче чашелистиков. Семя трехгранное, 4—4.6 мм дл., 3—3.6 мм шир., черное, с ясно заметной продольной бороздкой на спинной стороне, густо мелковолосистое, особенно в области рубчика (рис. 2, *1*, *2*).

Впервые собрана В. Д. Швыдкой в 1973—1974 гг. в окрестностях г. Артема и вблизи с. Глуховка Уссурийского р-на. В 1975—1976 гг. растения этого вида в фазе цветения и плодоношения вместе с *I. lacunosa*, *Solanum rostratum* и другими мы собрали на поле питомника ягодных культур в окрестностях с. Кондратеновка и на территории масложиркомбината г. Уссурийска (Уссурийский р-н).

Кроме того, было собрано три новых вида, ранее для советского Дальнего Востока (СДВ) не указывавшихся.

Datura tatula L. Впервые на СДВ обнаружена в массе в 1973—1977 гг. Швыдкой на животноводческих фермах в окрестности г. Артема, селений Глуховка, Раковка и Кондратеновка Уссурийского р-на. В 1975—1978 гг. была собрана на тех же фермах, а также в совхозах «Григорьевский» (Михайловский р-н) и «Пограничник» (Пограничный р-н), на тер-

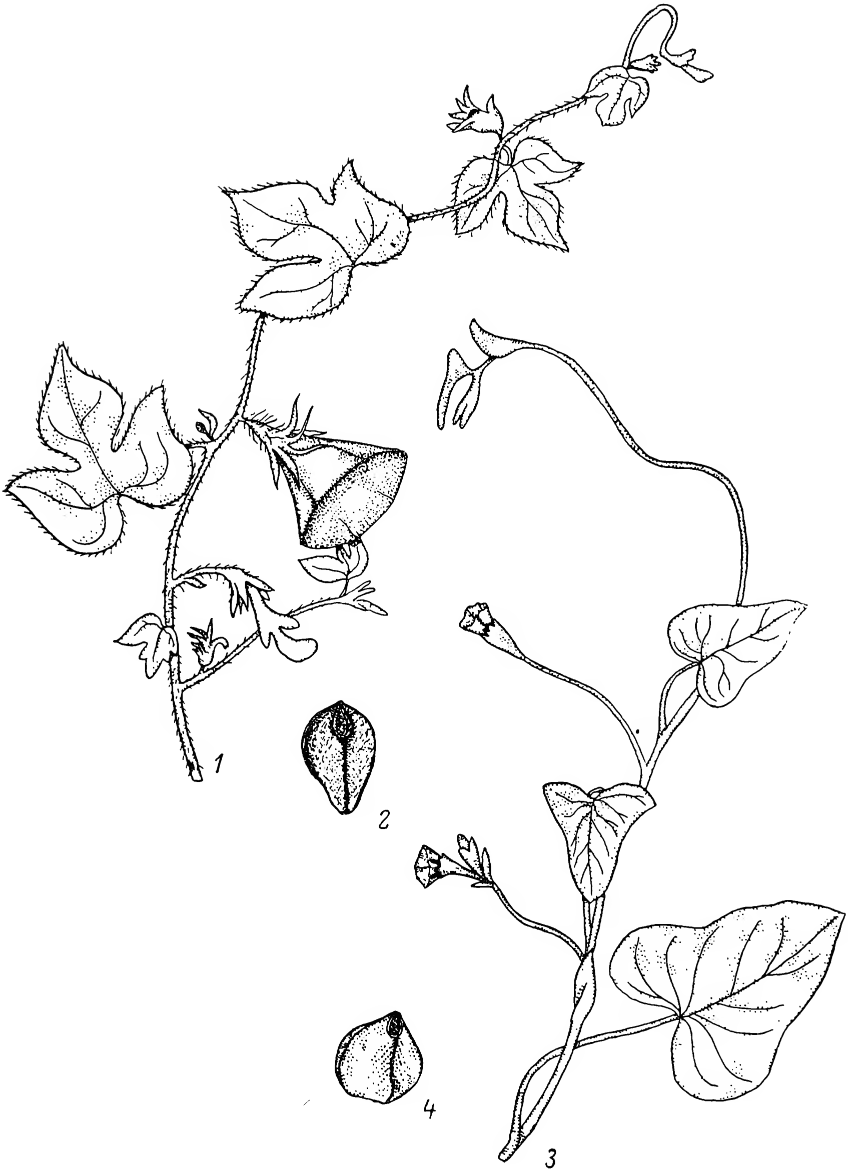


Рис. 2. *Ipomoea hederacea* (*1*, *2*) и *I. lacunosa* (*3*, *4*).
1, *3* — общий вид генеративного побега ($^1/_{10}$ нат. вел.).; *2*, *4* — семя, ×5.

ритории Учхоза сельскохозяйственного института г. Уссурийска и на полях совхоза «Бонивуровский» (Уссурийский р-н). Везде растет совместно с *Datura stramonium* L. Наблюдения за этими сорняками показали, что в 1979—1980 гг. число особей обоих видов резко уменьшилось, что объясняется, по-видимому, постепенным истощением запаса семян в почве, а также ранними заморозками в конце сентября, ограничивающими вызревание семян.

Panicum dichotomiflorum Michx.[1] Н. Н. Цвелев (1968) указал в качестве заносного вида, быстро распространившегося в Закавказье. Мы его нашли в октябре 1976 г. в окрестностях с. Кондратеновка Уссурийского р-на на компостном бурте близ шоссейной дороги в единичном экземпляре в виде мощной особи в фазе плодоношения вместе с *Setaria faberi* Herrm.,

---

[1] Мы благодарим Н. С. Пробатову за помощь в определении вида.

Sida spinosa L., *Solanum nigrum* L. Н. С. Пробатова единичные экземпляры *Panicum dichotomiflorum* позднее обнаружила в окрестностях г. Владивостока. От двух других видов (*P. bisulcatum* Thunb. и *P. miliaceum* L.), указанных В. Н. Ворошиловым (1966) и Д. П. Воробьевым с соавторами (1966) для СДВ, отличается сильно разветвленными лежачими стеблями, образующими плотную куртину до 50 см в диам., листовыми пластинками, не расширенными у основания, и хорошо выраженными сочленениями у колосков.

Sida spinosa L. Известна как широко распространенный тропический сорняк. В СССР впервые была обнаружена в Гульрипшском р-не Абхазской АССР («Флора СССР», 1949, т. 15; Гроссгейм, 1949). Мы собрали ее на территории масложиркомбината в г. Уссурийске в вегетативной фазе 25 X 1975 и в фазе плодоношения на компостном бурте близ с. Кондратеновка Уссурийского р-на 8 XI 1976 совместно с *P. dichotomiflorum*, *Solanum nigrum* и др.

Выявлены новые местонахождения некоторых сорняков.

Ambrosia trifida. L. Карантинный сорняк, представляющий угрозу для полей края. Впервые собран в 1973 г. Швыдкой на территории совхоза «Артемьевский» в окрестностях г. Артема. Мы собрали его на животноводческой ферме с. Кневичи Уссурийского р-на 25 X 1975 и на территории масложиркомбината г. Уссурийска в единичных экземплярах в вегетативной фазе 24 X 1978. Т. И. Нечаева (1976) собрала этот же вид в окрестностях г. Владивостока. В СССР встречается в Абхазии, в Днепропетровской («Флора СССР», 1959, т. 25) и в Херсонской («Бур'яни України», 1970) областях.

В США *A. trifida* развивается как ранний яровой сорняк, в Приморском крае развитие растений этого вида идет очень медленно, цветение наступает в конце августа, семянки созревают в конце сентября, когда наступают заморозки.

Ipomoea purpurea (L.) Roth. В Приморском крае встречается на полях как сорняк вместе с другими заносными видами *I. lacunosa* и *I. hederacea.* Мы собрали ее близ с. Кондратеновка Уссурийского р-на 25 X 1975 и в окрестностях г. Владивостока на территории теплицы Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР в фазе цветения и плодоношения 26 X 1976. Известна как декоративное растение, разводимое в садах и парках южных областей СССР, в частности на Украине («Флора УРСР», 1957, т. 8; «Визначник рослин України», 1965; «Визначник рослин Українських Карпат», 1977), а также на СДВ.

Solanum carolinense L. Редкий карантинный сорняк, который мы впервые нашли в единичных экземплярах в вегетативной фазе (15—20 см выс.) 18 VII 1975 на территории животноводческой фермы с. Воздвиженка Уссурийского р-на и 21 VII 1976 в Учхозе сельскохозяйственного института г. Уссурийска. Указан для СДВ М. И. Гостевой и В. Н. Оболенским (1978) по сборам Швыдкой.

Solanum rostratum Dun. Мы собрали этот вид совместно с *Centaurea cyanus* L., *Ipomoea lacunosa*, *I. hederacea* и другими растениями на поле с посадками плодовых кустарников близ с. Кондратеновка Уссурийского р-на 25 X 1975 в фазах цветения и плодоношения. В окрестностях г. Артема и селений Глуховка и Раковка Уссурийского р-на этот вид найден на животноводческих фермах и компостных буртах в вегетативной фазе 18 VIII 1976. В Михайловском и Октябрьском районах собран на территории животноводческих ферм в фазах цветения и плодоношения 28 X 1976. О появлении в виде небольших очагов этого нового карантинного сорняка на территории Приморья упоминается в работе Т. Н. Ульяновой (1978). В окрестностях г. Владивостока, на сорных местах близ железной дороги у ст. Первая речка 10 VIII 1978 собран Т. И. Нечаевой (1980).

Обладая высокой семенной продуктивностью в условиях муссонного климата Приморья и способностью заканчивать репродуктивную фазу в конце сентября до наступления осенних заморозков, этот вид является опасным для сельскохозяйственных угодий края.

Гербарные образцы выявленных новых для СССР и редких адвентивных видов для флоры СДВ хранятся в Гербарии Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР (VLA), а также переданы в Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР (LE) и в Главный ботанический сад АН СССР (МНА).

ЛИТЕРАТУРА

Бур’яни України. (1970). Київ, Наукова думка. — Буч Т. Г., Швыдкая В. Д. (1979). *Sesbania* Scop. (*Fabaceae*) — новый род, найденный во флоре СССР. Бот. ж., 62, 1. — Визначник рослин України. (1965). Вид. 2-е, Київ, Урожай. — Визначник рослин Українських Карпат. (1977). Київ, Наукова думка. — Воробьев Д. П., Ворошилов В. Н., Горовой П. Г., Шретер А. И. (1966). Определитель растений Приморья и Приамурья. М.; Наука. — Ворошилов В. Н. (1966). Флора советского Дальнего Востока. М., Наука. — Гостева М. И., Оболенский В. Н. (1978). О новых очагах карантинных сорняков. Карантин растений. (Методические материалы), 25. М. — Гроссгейм А. А. (1949). Определитель растений Кавказа. М., Советская наука. — Нечаева Т. И. (1976.) К познанию адвентивной флоры Владивостока. Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 102. — Нечаева Т. И. (1980). Флористические находки во Владивостоке. Бот. ж., 65, 3. — Справочник по карантинным и другим опасным вредителям, болезням и сорным растениям. (1970). М., Колос. — Ульянова Т. Н. (1978). Сегетальная флора Приморского края. Бот. ж., 63, 7. — Флора СССР. (1945, 1949, 1953, 1959). Тт. 11, 15, 19, 25. М.; Л., Изд. АН СССР. — Флора УРСР. (1957). Т. 8. Київ, Вид. АН УРСР. — Цвелев Н. Н. (1968). Заметки о злаках флоры СССР. Нов. сист. высш. раст., 5. — Черепанов С. К. (1973). Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. I—XXX). Л., Наука. — Abrams L. (1944). An illustrated flora of the Pacific States Washington, Oregon and California, 2. Stanford Univ. Press, California. — Britton N., Brown A. (1936). An illustrated flora of the northern United States, Canada and the British possessions, 3, 2. N. Y. — Gleason H. A. (1952). The new Britton and Brown illustrated flora of the northeastern United States and adjacent Canada, ed. 3, 2. Lancaster Press. — Melchior N. (1964). A. Engler’s Syllabus der Pflanzenfamilien, Aufl. 12, 2. Berlin. — Willis J. (1966). A Dictionary of the flowering plants and ferns, ed. 7. Cambridge Univ. Press.

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР,
Приморская пограничная государственная
инспекция по карантину растений,
Владивосток.

Получено 5 VIII 1980.

УДК 581.481 : 582.931

Н. С. Воробьева

ОСОБЕННОСТИ РОСТА ЗАРОДЫШЕЙ ДВУХ ВИДОВ РОДА *FRAXINUS (OLEACEAE)* В СВЯЗИ С ПОКОЕМ СЕМЯН

N. S. VOROBYOVA. THE PECULIARITIES OF THE EMBRYO GROWTH IN THE TWO SPECIES OF THE GENUS *FRAXINUS* (*OLEACEAE*) IN CONNECTION WITH THE DORMANCY OF SEEDS

Морфофизиологический покой семян *Fraxinus excelsior* нарушается в ходе двухэтапной стратификации и зависит от состояния зародыша. Зародыши, изолированные из нестратифицированных семян, не способны к нормальному росту; они находятся в состоянии покоя, который определяется главным образом их морфологическим недоразвитием. У таких зародышей проявляются признаки ненормального роста, сходные с естественной физиологической карликовостью (Ляшук, 1971). Зародыши *F. excelsior* приобретают способность нормально прорастать по мере их доразвития в ходе стратификации семян. Гормоны (ГК, К, АБК, ИУК) по-разному влияют на рост зародышей *F. excelsior*. ГК не действует на рост зародышей из нестратифицированных семян, но стимулирует их прорастание после частичного доразвития в тепле. К и АБК в испытанных концентрациях тормозят нормальный рост независимо от степени доразвития зародышей. ИУК ингибирует образование корней и вызывает закручивание семядолей. Зародыши *F. excelsior* после 3 месяцев теплой стратификации по своему физиологическому состоянию близки к зародышам *F. lanceolata* из нестратифицированных семян. Последние способны к нормальному росту, который, однако, проходит более успешно после холодной стратификации семян.

При изучении глубокого покоя семян важно оценить роль в этом явлении отдельных элементов семени, и в первую очередь зародыша. Особый интерес представляет изучение свойств зародышей ясеня обыкновенного *Fraxinus excelsior*, для которого характерен глубокий морфофизиологический покой семян. Для преодоления такого покоя необходима двухэтапная стратификация сначала в тепле, а затем на холоде. Зародыши ясеня обыкновенного из нестратифицированных семян не прорастают. Одни авторы связывают это с их морфологическим недоразвитием (Asakawa, 1956), другие — с содержанием ингибиторов прорастания, в частности абсцизовой кислоты (АБК) (Villiers, Wareing, 1965; Kentzer, 1976). Темпы и характер роста изолированных зародышей сильно зависят от температуры и длительности стратификации семян. Он идет наиболее успешно после двухэтапной, а не одной теплой стратификации (Daleckaja et al., 1968).

Попытки некоторых авторов (Bulard, Monin, 1963; Szalai, 1967; Daleckaja et al., 1968) стимулировать рост зародышей из покоящихся семян ясеня обыкновенного с помощью гибберелловой кислоты (ГК) привели к противоречивым результатам. Ингибирующее действие индолилуксусной кислоты (ИУК) показано только после двухэтапной стратификации семян ясеня обыкновенного (Николаева и др., 1974). О влиянии кинетина (К) и АБК на рост зародышей этого вида ясеня сведений не имеется.

В настоящей работе предпринята попытка ближе подойти к выяснению причин покоя зародышей ясеня обыкновенного, а также определить, характерно ли для них явление физиологической карликовости, свойственное зародышам других древесных растений с глубоким физиологическим покоем семян. Кроме того, исследовали влияние ГК, К, ИУК и АБК на их рост. Для сравнения проращивали зародыши ясеня ланцетного *F. lanceolata*, который характеризуется неглубоким физиологическим покоем семян.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

У семян ясеня обыкновенного, собранных в Латвии, Белоруссии и на Украине, отношение длины зародыша к семени не превышало 0.5. Зародыши извлекали после разных сроков стратификации семян как при постоянной температуре 15—16° (5 дней, 2, 3, 6, 7 или 18 мес.) или 5—6° (18 мес.), так и при переменном температурном режиме: сначала 2—3 мес. при 15—16°, затем 4 мес. при 9—10, 5—6 или 0—3°. Вполне развитые зародыши ясеня ланцетного (г. Мичуринск) изолировали из семян после 7 мес. сухого хранения и намачивания в течение 5 дней при 15—16° или стратификации 1 мес. при 5—6°. Зародыши обоих видов проращивали в течение 22 дней в чашках Петри при 20 или 10° в световой установке при 3000 лк или в темноте в двух повторностях по 20 штук в каждой. Обработку ростовыми веществами проводили в течение 2 дней в темноте. Были испытаны следующие концентрации: ГК — 100, К — 10, АБК и ИУК — от 0.01 до 100 мг/л. При регистрации признаков роста за основу был принят характер поведения осевых частей, в дополнение к нему отмечали изменения в положении семядолей. Изгиб гипокотиля и образование корня рассматривали как нормальный рост, а отсутствие роста гипокотиля или его удлинение, не сопровождающееся последующим образованием корня, — как ненормальный рост.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Зародыши, извлеченные из покоящихся семян ясеня ланцетного, морфологически развиты и растут нормально (рис. 1), причем более успешно при 20° на свету; в темноте энергия прорастания снижается вдвое. При 10° на свету прорастает только 30% зародышей, а в темноте они вообще не прорастают. Температура и освещение сильно влияют также

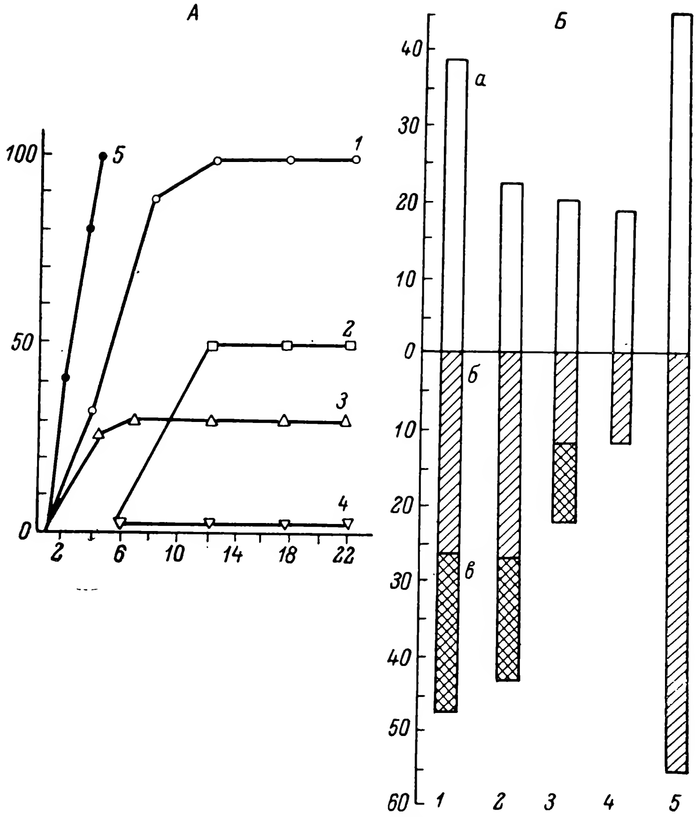


Рис. 1. Рост зародышей из семян *Fraxinus lanceolata* в зависимости от условий стратификации и проращивания.

А — образование корней (%), *Б* — длина разных частей проростков (мм). Стратификация семян: *1—4* — 5 дней при 15—16°; *5* — 1 мес. при 5—6°. Условия проращивания зародышей в течение 22 дней: *1*, *5* — 20°, свет; *2* — 20°, темнота; *3* — 10°, свет; *4* — 10 , темнота. Здесь и на рис. 2—5: *а* — семядоли, *б* — гипокотили, *в* — корни. *А*: *на оси абсцисс* — длительность проращивания (дни), *на оси ординат* — прорастание зародышей, %; *Б*: *1—5* — варианты опыта, *на оси ординат* — длина, мм.

на удлинение разных частей проростка. Наибольший прирост в длину гипокотилей, корней и семядолей происходит при 20° на свету, а наименьший — при 10° в темноте. Холодная стратификация в течение 1 мес. при 5—6° стимулирует прорастание зародышей при 20° на свету и благоприятно влияет на рост в длину гипокотилей и семядолей.

Морфологически недоразвитые зародыши ясеня обыкновенного не способны к нормальному росту без предварительной стратификации семян. Образование корней наблюдается лишь у единичных проростков; у остальных слабо удлиняются гипокотили и раскрываются семядоли без последующего образования корня (рис. 2, *А*). Намачивание в растворах ГК (100 мг/л) и К (10 мг/л) существенно не меняет картины прорастания. При этом происходит удлинение разных частей проростков: ГК стимулирует рост гипокотиля и корней, а К — рост семядолей (рис. 3, *А*).

Выдерживание семян в течение 2 мес. при 5—6° без предварительной теплой стратификации не обеспечивало ни их прорастания, ни полного доразвития зародыша: его длина возрастала не более чем на 10%. Несмотря на это, изолированные из таких семян зародыши прорастали в 2—3 раза энергичнее, чем из нестратифицированных семян. ГК стимулировала образование корней и их рост в длину, а К, напротив, полностью подавлял эти процессы. Совместное действие гормонов было более слабым, чем влияние ГК и К в отдельности (см. таблицу). Только длительное пребывание семян на холоде (18 мес. при 5—6°) обеспечивало как доразвитие зародыша, так и успешное прорастание.

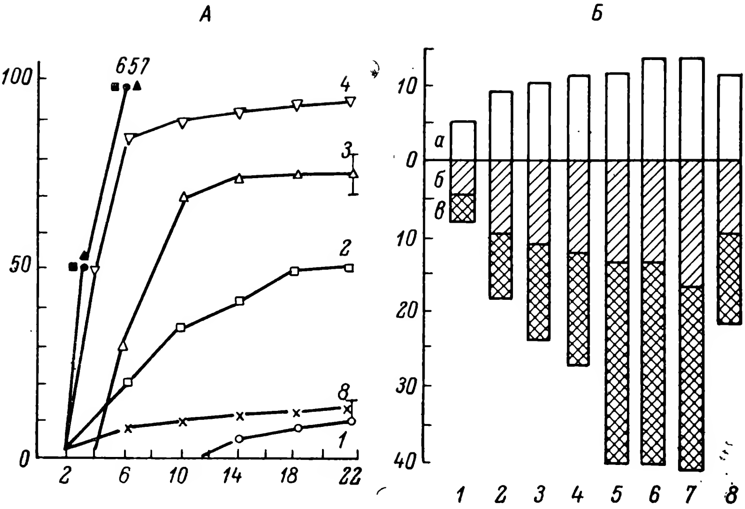


Рис. 2. Рост зародышей из семян *Fraxinus excelsior* (Латвия, 1974 г.) в зависимости от условий стратификации.

А, *Б* — обозначения на осях те же, что на рис. 1. Стратификация семян при 15—16°: *1*—5 дней, *2* — 2 мес., *3* — 3, *4* — 6: сначала 3 мес. при 15—16°, затем 4 мес. при: *5* — 9—10, *6* — 5—6, *7* — 0—3; *8* — 18 мес. при 15—16° (семена из Латвии, 1972 г.).

По мере доразвития зародыша в семени в процессе теплой стратификации возрастает их способность к нормальному росту. После 2—3 мес. при 15—16° отношение длины зародыша к семени было 0.6—0.8. Изолированные из таких семян зародыши энергично прорастали. У таких зародышей ГК также стимулировала рост в длину гипокотилей и корней, а К тормозил прорастание и рост разных частей проростков (рис. 3, *Б*). Стратификация в течение 6—7 мес. при 15—16° обеспечивала прорастание и нормальный рост почти всех зародышей. Однако более длительное пребывание семян в тепле (18 мес.) резко ухудшало рост (рис. 2, *Б*).

После двухэтапной стратификации семян зародыши росли заметно лучше, чем после одноэтапной теплой. Они полностью прорастали за 6 дней независимо от длительности теплого (2—3 мес.) и температуры холодного этапов, в то время как после одного тепла прорастание было растянутым. Различия были обнаружены также в длине зародышей.

ИУК в концентрации 0.01—100 мг/л подавляла образование корней, вызывала утолщение и слабое удлинение гипокотиля без последующего образования корня, а также сильное закручивание семядолей у зароды-

Рост зародышей ясеня обыкновенного (Латвия, сбор 1972 г., 6 мес. сухого хранения) в зависимости от условий стратификации семян и влияния ГК (100 мг/л) и К (10 мг/л)

Стратификация		Варианты обработок	Зародыши, которые на 22-й день при 20° на свету растут, %			Нерастущие, %
			нормально	ненормально, в том числе		
температура, °C	продолжительность, месяцы			гипокотили	семядоли	
5—6	2	Вода	18±0	5±0	30±0	47±3.0
		ГК	54±2.0	10±1.0	36±2.0	0
		К	0	30±1.0	28±3.0	42±3.0
		ГК+К	30±2.0	30±4.0	20±1.0	20±1.0
	18	Вода	87±3.0	13±0	0	0
15—16	2	Вода	45±1.0	0	55±1.0	0
		ГК	53±1.0	0	47±1.0	0
		К	35±3.0	0	65±1.0	0
		ГК+К	35±6.0	0	65±3.0	0

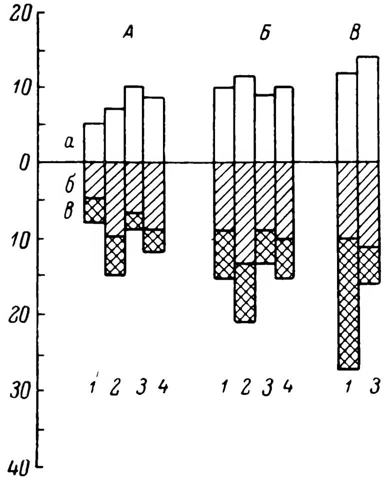


Рис. 3. Длина (мм) разных частей проростков *Fraxinus excelsior* (Латвия, 1972 г.) на 22-й день проращивания в зависимости от действия ГК (100 мг/л) и кинетина (10 мг/л).

Стратификация семян при 15—16°: *А* — 5 дней, *Б* — 2 мес., *В* — 6 мес. Варианты обработки зародышей: *1* — вода, *2* — ГК, *3* — К, *4* — ГК+К.

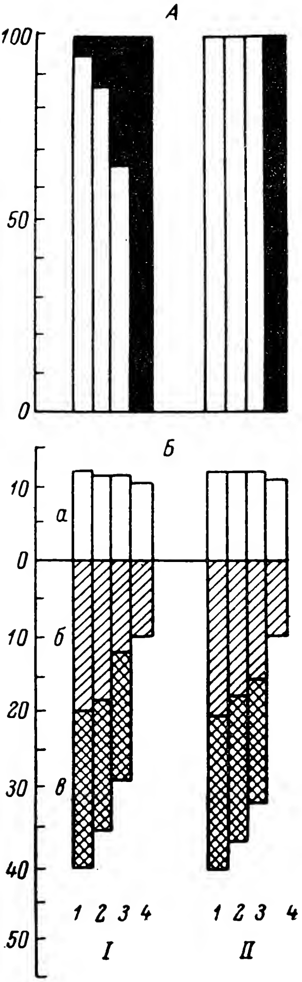


Рис. 4. Рост зародышей из семян *Fraxinus excelsior* (Украина, 1972 г.) в зависимости от условий стратификации и действия ИУК.

А — процент нормально растущих (*белый столбик*), ненормально растущих (*черный столбик*) проростков; *Б* — длина разных частей проростков (мм). Стратификация семян: *I* — 6 мес. при 15—16°, *II* — сначала 2 мес. при 15—16°, затем 4 мес. при 5—6°. Проращивание при 20° на свету. Варианты обработки зародышей: *1* — вода; ИУК, мг/л: *2* — 1, *3* — 10, *4* — 100.

шей ясеня обыкновенного. Торможение роста под влиянием ИУК было наиболее выраженным, если зародыши обрабатывали непосредственно после изоляции, без предварительного проращивания. Ингибирующее действие ИУК проявилось особенно сильно у зародышей из семян после одной теплой стратификации (рис. 4, *А*, *Б*). ИУК (0.01—10 мг/л) тормозила также рост зародышей ясеня ланцетного.

Действие АБК проверяли на зародышах после двухэтапной стратификации семян ясеня обыкновенного. Большинство зародышей под влиянием АБК вообще не прорастало, а у остальных слабо удлинялись гипокотили, затем раскрывались семядоли, но рост осевых частей отсутствовал. Торможение прорастания было тем более сильным, чем выше была концентрация АБК и жестче условия проращивания (рис. 5). АБК тормозила удлинение всех частей проростка, но особенно сильно — рост корней.

АБК в концентрации 0.1—100 мг/л либо полностью подавляла рост, либо замедляла темпы образования корней у зародышей ясеня ланцетного. Признаки ненормального роста наблюдали лишь у небольшого числа проростков. АБК в отличие от ИУК и К не вызывала у зародышей обоих видов ясеня утолщение гипокотиля.

Реакция зародышей из семян разного географического происхождения на обработку ГК, К, ИУК и АБК была однотипной во всех вариантах опытов.

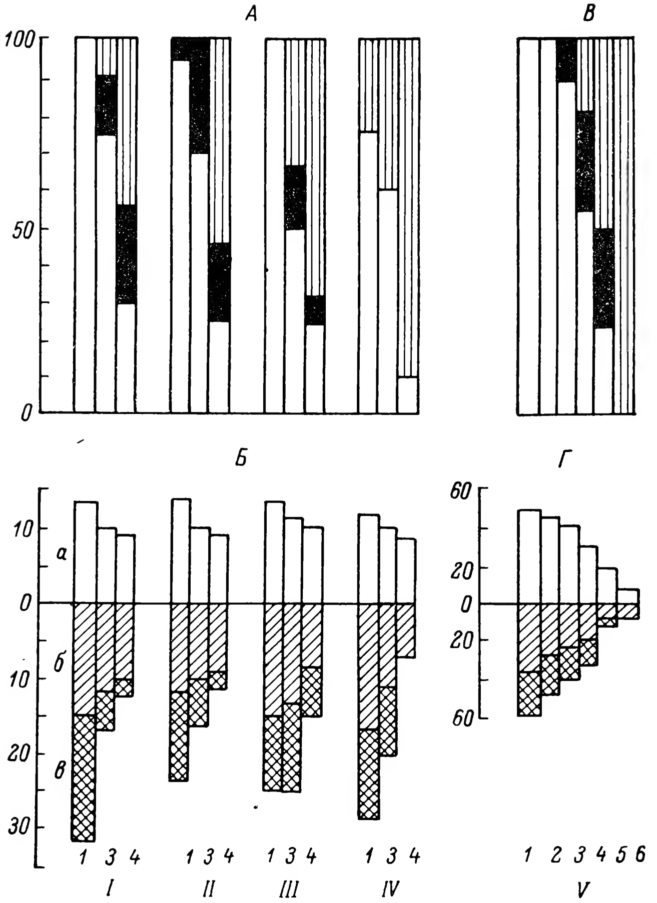


Рис. 5. Рост зародышей из семян *Fraxinus excelsior* (Белоруссия, 1972 г.) (*А*, *Б*) и *F. lanceolata* (*В*, *Г*) в зависимости от условий проращивания и действия АБК.

А, *Б* — процент нормально растущих (*белый столбик*), ненормально растущих (*черный столбик*) и нерастущих (вертикальная штриховка) проростков. *В*, *Г* — длина разных частей проростков (мм). Стратификация семян: *I—IV* — сначала 2 мес. при 15—16°, затем 4 мес. при 5—6°. Условия проращивания зародышей: *I*, *V* — 20°, свет; *II* — 20°, темнота, *III* — 10°, свет; *IV* — 10°, темнота; Варианты обработок зародышей: *1* — вода; АБК, мг/л: *2* — 0.01, *3* — 0.1, *4* — 1, *5* — 10, *6* — 100.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Проведенные нами исследования и литературные данные показали, что зародыши ясеня обыкновенного из покоящихся семян либо вообще не прорастают, либо проявляют признаки ненормального роста: слабое удлинение или небольшое утолщение гипокотиля без последующего образования корня, а также удлинение или закручивание семядолей при полном отсутствии роста осевых частей. Такие зародыши находятся в состоянии покоя, который определяется главным образом их морфологическим недоразвитием. Признаки ненормального роста зародышей ясеня обыкновенного можно рассматривать так же и как проявление естественной физиологической карликовости I и II типов, описанной А. И. Ляшук (1971) для клена татарского. В отличие от клена татарского у проростков ясеня обыкновенного не образуются на гипокотиле наплывы и опухолевидные наросты, что может быть связано с более строгой продольной ориентацией клеток у последних.

Способность к нормальному росту проявляется у зародышей ясеня обыкновенного постепенно, по мере доразвития, которое начинается в тепле и продолжается в широком диапазоне температур от 0 до 16°, т. е. даже в условиях, которые не обеспечивают прорастания семян. Физиологические свойства зародышей в процессе стратификации находятся в полной зависимости от анатомического развития, описанного Ляшук (1971).

Попытка нормализовать рост зародышей ясеня обыкновенного из покоящихся семян с помощью ГК не имела успеха. ГК стимулировала образование корней только у зародышей, частично доразвившихся в тепле; К в испытываемой концентрации сильно тормозил их рост независимо от степени доразвития.

Неспособность зародышей из покоящихся семян этого ясеня к нормальному росту связана не только с их недоразвитием, но и с высоким содержанием ИУК и АБК (Николаева, Воробьева, 1979) и низкой активностью ферментов (Полякова, 1977). Доразвитие зародышей за 2—3 мес. в тепле сопровождается значительным снижением содержания ИУК и АБК. Их проращивание приводит к сильной активации пероксидазы, способной снизить содержание ИУК.

Характерной реакцией зародышей ясеня обыкновенного на воздействие ИУК является закручивание семядолей, что, вероятно, связано с неравномерным распределением этого гормона между верхней и нижней частями семядолей. Тормозящее действие ИУК наиболее сильно проявляется после обработки зародышей непосредственно после изоляции, без предварительного проращивания. Реакция растущих клеток на ИУК неспецифична, подобные явления могут быть вызваны и другими веществами (например, К).

АБК не вызывает у зародышей ясеня обыкновенного ни утолщения гипокотиля, ни закручивания семядолей; она, как и у клена татарского, тормозит всякий рост. Зародыши после 3 мес. теплой стратификации по своему физиологическому состоянию близки к зародышам ясеня ланцетного из нестратифицированных семян. Последние способны к нормальному росту, однако холодная стратификация все же повышает энергию их прорастания. Зародыши ясеня ланцетного из стратифицированных семян реагируют на воздействие ИУК и АБК так же, как зародыши ясеня обыкновенного.

ЛИТЕРАТУРА

Ляшук А. И. (1971). Анатомические изменения зародыша *Fraxinus excelsior* L. в процессе стратификации семян. Бот. ж., 56, 11. — Николаева М. Г., Воробьева Н. С. (1979). Изучение роли абсцизовой кислоты и индольных соединений в покое семян видов ясеня. Физиол. раст., 26, 1. — Николаева М. Г., Полякова Е. Н., Далецкая Т. В., Петрова В. Н., Воробьева Н. С. (1974). Влияние β-индолилуксусной кислоты на прорастание семян и рост зародышей и ее взаимодействие с другими гормонами. Физиол. раст., 21, 5. — Полякова Е. Н. (1977). Изменение активности пероксидазы в зародышах ясеня обыкновенного. В кн.: Вопросы теории и практики семеноведения при интродукции. Минск, Наука. — Asakawa S. (1956). Thermoperiodic control of germination of *Fraxinus mandshurica* var. *japonica* seeds. J. Japan Forest Soc., 38, 7. — Bulard C., Monin J. (1963). Etude du comportement d'embryons de *Fraxinus excelsior* L. prelevés dans des graines dormantes et cultivés in vitro. Phyton, 20, 2. — Daleckaja T. V., Nikolaeva M. G., Ahmedov A. (1968). A study of the effect of gibberellin A_3 on the seeds and embryos of *Fraxinus excelsior* L. I. Symp. Seed Physiol. Woody Plants. Kórnik. — Kentzer T. (1976). The possible role of hormonal factors in the phenomenon of dormancy. Acta Univ. Zeszyt, 37. — Szalai J. (1967). Brechung der Keimruhe der Embryonen von *Fraxinus excelsior* L. durch Gibberellinsäure. In: Physiologie, Ökologie und Biochemie der Keimung. Greifswald, 1. — Villiers T. S., Wareing P. F. (1965). The growth-substance content of dormant fruits of *Fraxinus excelsior* L. J. Exp. Bot., 16, 48.

Институт повышения квалификации
работников народного хозяйства,
Рига.

Получено 9 IV 1980.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 582.738 (597)

Нгуэн Данг Кхой, Г. П. Яковлев

БОБОВЫЕ ВЬЕТНАМА. I. *PLACOLOBIUM*, *SOPHORA*

NGUYEN DANG KHOI, G. P. YAKOVLEV. *FABACEAE* IN VIET-NAM. I. *PLACOLOBIUM, SOPHORA*

Недавние сборы бобовых, сделанные одним из авторов статьи (Н. Д. К.) на территории Социалистической Республики Вьетнам, позволили выявить два новых для науки представителя рода *Placolobium* Miq. и новый для территории СРВ вид рода *Sophora* L. Ниже приводятся сведения об этих таксонах.

1. Placolobium vietnamense N. D. Khoi et Yakovl. sp. nov. — Arbor(?) Folia alterna, imparipinnata, stipulis triangularibus ca 0. 2 cm longis, rachide ca 15 cm longa, petiolo 4—6 cm longo, foliolis (7) 9, petiolulatis (petiolulis 0.5 cm longis), solidis, anguste ovatis vel (apicalibus) ellipticis, (5) 7—9 cm longis, (2.4) 3—3.5 cm latis, utrinque glabris, basi aliquod asymmetrice rotundatis vel rotundato-cuneiformibus, rarius (apicalibus) cuneiformibus, apice subattenuato-acutatis, nervis primariis 6, utrinque bene conspicuis. Flores in inflorescentiis paniculatis (?) terminalibus, pedunculis ca 0.5 cm longis. Legumen ambitu obovoideum, lateribus subcomplanatum, apice obtusiusculum et abrupte mucronulatus, 5.5 cm longum, 3.5 cm latum, 2.5 cm crassum, pericarpio coriaceo, ca 0.2 cm crasso, glabro, in sicco atro-brunneo. Semen unicum, ellipticum, subcomplanatum 3.2 cm longum, 2 cm latum, 1.7 cm crassum, atro-brunneum, circum hilum macula sordide aurantiaca ornatum (in vivo probabiliter atro-rubrum macula aurantiaca ornatum), spermodermate solido, funiculo lignescente spermodermati adnato; hilum ca 0.2 cm longum, laterale.

Typus: Vietnam, Daclac, Dacmin, Namda, 24 V 1979, Tan n° 94 (HN, isotypus LE).

Affinitas. Species sine dubio generi *Placolobium* pertinet, sed nulli speciei adhuc notae similis est.

Дерево (?) Листья очередные, непарноперистосложные, с треугольными прилистниками около 0.2 см дл.; ось листа около 15 см дл.; черешок 4—6 см дл.; листочки на черешочках 0.5 см дл., в числе (7) 9, плотные, узкояйцевидные или (верхушечные) эллиптические, (5) 7—9 см дл., (2.4) 3—3.5 см шир., с обеих сторон практически голые, при основании несколько асимметрично-округлые или округло-клиновидные, реже (верхушечные листочки) клиновидные, на верхушке несколько оттянуто заостренные; жилки первого порядка в числе 6, с обеих сторон хорошо заметные. Цветки в верхушечных метелковидных (?) соцветиях, на цветоносах около 0.5 см дл. Боб обратнояйцевидный в очертаниях, несколько сплюснутый с боков, туповатый и вдруг коротко заостренный на верхушке, 5.5 см дл., 3.5 см шир., 2.5 см толщ.; перикарпий кожистый, около 0.2 см толщ., голый, в сухом состоянии темно-коричневый. Семя одно, эллиптическое, несколько сплюснутое, 3.2 см дл., 2 см шир., 1.7 см толщ., темно-коричневое с грязно-оранжевым пятном рубчика (в живом виде возможно темно-красное с оранжевым пятном); спермодерма плотная,

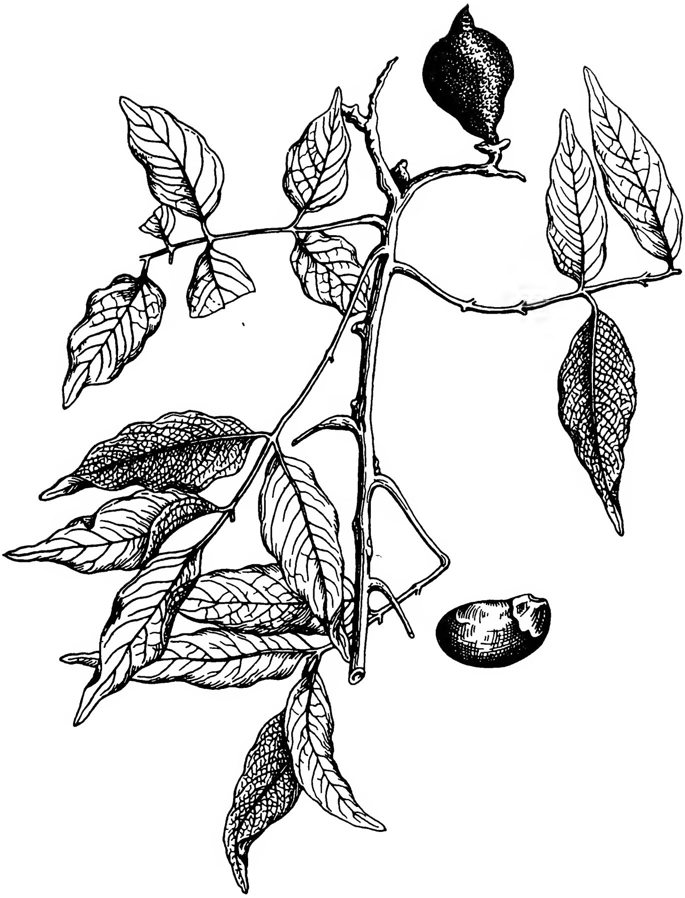


Рис. 1. *Placolobium vietnamense.*

фуникулус деревенеющий, прирастающий к спермодерме; рубчик около 0.2 см дл., на латеральной стороне семени (рис. 1).

Тип: Вьетнам, Даклак, Дакмин, Намда, 24 V 1979, Тан, n° 91 (HN, изотип LE).

Родство. Этот вид несомненно относится к роду *Placolobium*, но не показывает особой близости ни к одному из ранее известных 9 представителей рода.

2. **Placolobium ellipticum N. D. Khoi et Yakovl. sp. nov.** — Arbor 10—12 m alta. Folia alterna, imparipinnata, stipulis cito caducis, rachide 15—20 cm longa, petiolo 4—5.5 cm longa, foliolis 5—7, petiolulatis (petiolulis 0.5—0.7 cm longis), solidis, ellipticis vel suboblongo-ellipticis, rarius anguste obovatis, (9) 12—22 (25) cm longis, (5)6.5—8(11) cm latis, supra glabris, subtus pilosiusculis, basi cuneatis, subdecurrentibus, apice acutatis vel breviter subattenuatis, nervis primariis subtus elevatis, supra impressis, (10) 11—13, a nervo medio subangulo 60—75° abeuntibus. Flores ignoti. Legumen dehiscens, robustum, ambitu ellipticum, inflato-teres, 6 cm longum, 3 cm latum, 3.5—4 cm crassum, extus subglabrum, in sicco fuscidulo-brunneum, valvis lignosis, ad 1.5 cm crassis. Semen unicum (?), ut videtur ca 2.5 cm longum, hilo verisimiliter laterali.

Typus: Vietnam, Nghe tinh, Guì châu, rung nui dat, 25 I 1965, Doan Khao sat Viet-Trung, n° 4273 (HN, isotypus LE).

Affinitas. Species *Placolobio robusto* (Roxb.) Yakovl. affinis, a quo foliolis majoribus — (9)12—22 (25) cm longis, (5)6.5—8 (11) cm latis nec 7—17 cm longis, 2.9—6.5 cm latis — et leguminum valvis lignosis crassis differt.

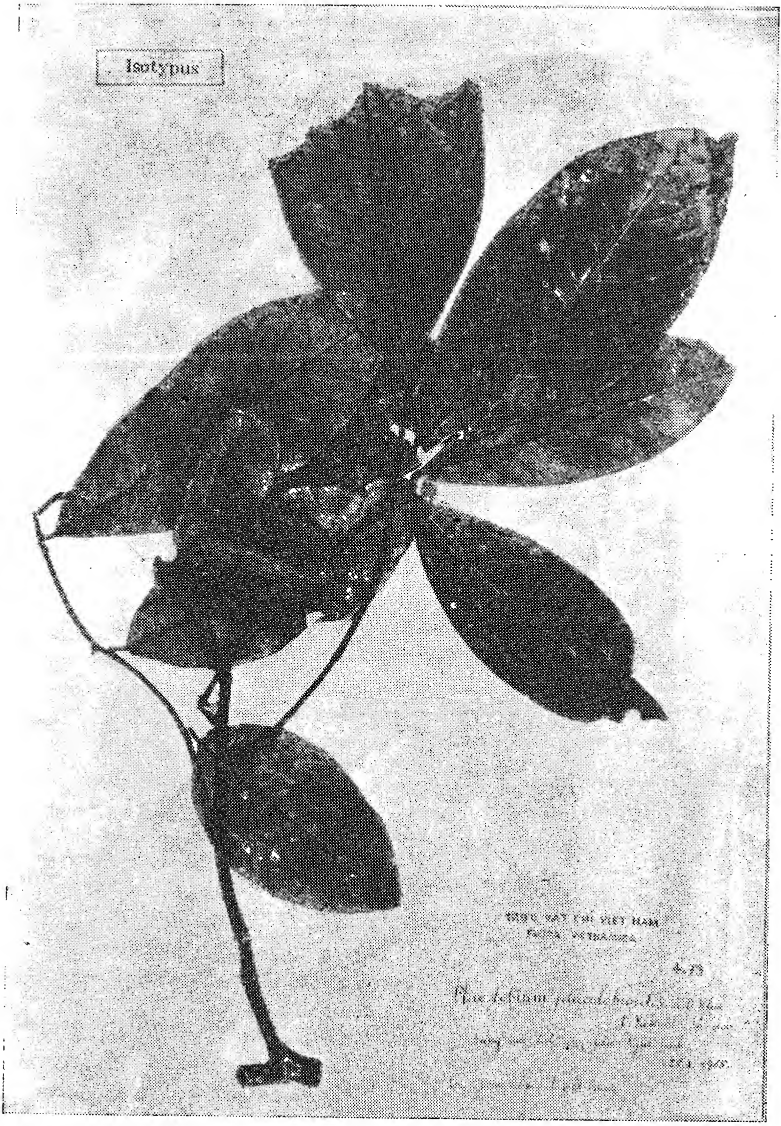


Рис. 2. *Placolobium ellipticum* N. D. Khoi et Yakovl. (по изотипу).

Дерево 10—12 м выс. Листья очередные, непарноперистосложные, с рано опадающими прилистниками; ось листа 15—20 см дл.; черешок 4—5.5 см дл.; листочки на черешочках 0.5—0.7 см дл., в числе 5—7, плотные, эллиптические или почти продолговато-эллиптические, реже узко-обратнояйцевидные, (9) 12—22 (25) см дл., (5) 6.5—8 (11) см шир., сверху голые, снизу несколько опушенные, при основании клиновидные, слегка низбегающие, на верхушке заостренные или слегка коротко оттянутые; жилки первого порядка снизу выступающие, сверху вдавленные, в числе (10) 11—13, отходят от главной под углом 60—75°. Цветки неизвестны. Боб вскрывающийся, массивный, в очертании эллиптический вздуто-вальковатый, 6 см дл., 3 см шир., 3.5—4 см толщ., снаружи почти голый, в сухом состоянии буровато-коричневый; створки боба деревянистые, до 1.5 см толщ. Семя 1 (?), очевидно, около 2.5 см дл., с рубчиком, по-видимому, на латеральной стороне семени.

Тип: Вьетнам, Нгэтинь, Куичоу, горный лес, 25 I 1965, Вьетнамско-китайская флористическая экспедиция, n° 4273 (HN, изотип LE).

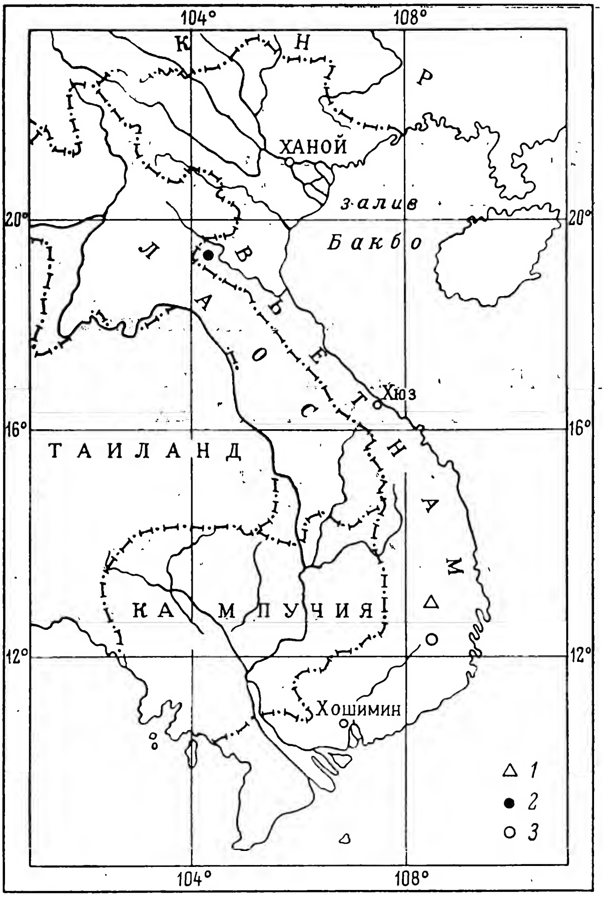


Рис. 3. Распространение новых для Вьетнама бобовых.
1 — Placolobium vietnamense, 2 — P. ellipticum, 3 — Sophora velutina.

Родство. Вид близок к *Placolobium robustum* (Roxb.) Yakovl., но отличается от него более крупными листочками (9) 12—22 (25) см дл. и (5) 6.5—8 (11) см шир. (а не 7—17 см дл. и 2.9—6.5 см шир.) и деревянистыми толстыми створками бобов (рис. 2).

3. *Sophora velutina* Lindl. 1828, Edwards's Bot. Reg. 14 : 1185.

Vietnam: Lam dong, Lac duong, Lang bian 1880 m alt., 3 V 1980, Tran Ngoc Ninh, n° 319 (HN, HM, LE); Dalat, Dathien 1100 m alt., 7 I 1980, Tran Ngoc Ninh, n° 248 (HN, HM, LE) (рис. 3).

Ленинградский химико-фармацевтический институт.

Получено 3 III 1981.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК (018) : 581.524.44 : 633.2.03 : 581.526.53

Ю. Н. Нешатаев, Л. А. Новикова

НЕКОТОРЫЕ МЕТОДЫ ВЫДЕЛЕНИЯ ФИТОЦЕНОЗОВ В ЛУГОВЫХ СТЕПЯХ

YU. N. NESHATAYEV, L. A. NOVIKOVA, SOME METHODS IN DISTINGUISHING PHYTOCOENOSES IN THE MEADOW STEPPES

В целях выделения фитоценозов в луговых степях были применены четыре полевых метода сбора и три статистических метода обработки описаний, собранных по трансекту.

Наилучшие результаты дал метод регулярного заложения по трансекту серии мелких площадок в статистической обработке. Выделение фитоценозов оказалось возможным путем сопоставления зон обилия доминирующих видов и зон близких значений дистанций между площадками. В результате на водоразделе среднерусских степей были выделены фитоценозы, относящиеся к трем ассоциациям.

Целинные луговые степи, сохранившиеся на территории Центрально-Черноземного государственного заповедника имени профессора В. В. Алехина (ЦЧЗ), на протяжении многих десятилетий служили объектом детальных фитоценологических исследований. Однако выделение фитоценозов и ассоциаций в среднерусских луговых степях до сих пор встречает большие трудности. Особенно это касается водораздельной растительности. Сложность выделения фитоценозов в луговых степях связана прежде всего с чрезвычайным богатством их флористического состава и полидоминантным характером травостоя, причем степень доминирования отдельных видов, как правило, низкая. Следует также отметить достаточно высокую однородность среды на весьма значительных пространствах и небольшой экологический диапазон плакорных сообществ. Все это приводит к формированию физиономически очень однородной растительности, в которой практически невозможны глазомерное выделение фитоценозов и отнесение их к соответствующим типам. Общая картина растительности еще больше осложняется быстрой сменой аспектов на протяжении вегетационного периода.

Несмотря на всю сложность выделения ассоциаций в луговых степях, ряд авторов не только считали это возможным, но и описывали значительное разнообразие типов фитоценозов. Как известно, В. В. Алехин (1935) водораздельную растительность Курских луговых степей относил к одной ассоциации. Также одну основную ассоциацию (овсово-разнотравно-овсяницевую) для плакоров Стрелецкой степи выделяла М. А. Иванова (1938). На водораздельных участках Казацкой степи Н. Н. Каден (1940) различал две ассоциации, одна из которых (типчаково-разнотравная) занимает почти всю их территорию. Позже на основании описаний, сделанных разными авторами в разные годы, Г. И. Дохман (1968) выделила 26 ассоциаций для косимых и 19 ассоциаций для некосимых участков Стрелецкой степи. Ю. Н. Нешатаев (1968—1969), создавший геоботаническую карту Казацкого участка ЦЧЗ, приводит описание на водораздельных и близких к ним экотопов косимой территории 11 ассоциаций. Повторное картирование этого участка в 1979 г. под руководством Неша-

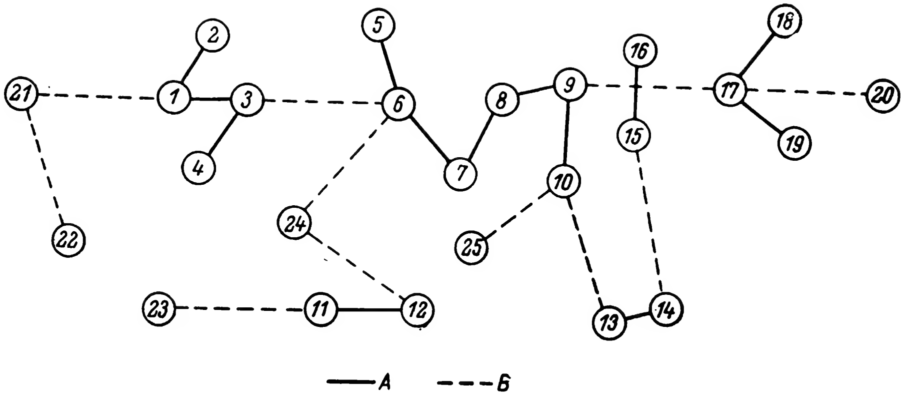


Рис. 1. Плеяды взаимосопряженных видов.

1 — Phleum phleoides, 2 — Anemone sylvestris, 3 — Elytrigia repens, 4 — Phlomis tuberosa, 5 — Galium verum, 6 — G. boreale, 7 — Festuca valesiaca, 8 — Primula veris, 9 — Trifolium pratense, 10 — Onobrychis arenaria, 11 — Stachys recta, 12 — Chamaecytisus ruthenicus, 13 — Fragaria viridis, 14 — Thalictrum minus, 15 — Vicia tenuifolia, 16 — Taraxacum officinale, 17 — Veronica chamaedrys, 18 — Carex michelii, 19 — Helictotrichon pubescens, 20 — Calamagrostis epigeios, 21 — Stipa pennata, 22 — Thymus marschallianus, 23 — Hieracium bauhinii, 24 — Trifolium montanum, 25 — Astragalus danicus.
А — связи выше или равны +0.15, Б — связи ниже +0.15.

таева зафиксировало 5 луговых и 10 степных типов контуров (близких к ассоциациям).

Следует учесть, что эти карты создавали выборочно-статистическим методом (Нешатаев, 1976б), при котором производили усреднение данных описания 10 учетных площадок размером 0.25 м^2 в районе реперных точек, расположенных систематически через 100 м друг от друга. Выделенные на основе интерполяции основных фитоценотических показателей растительности в реперных точках типы контуров являются сильно генерализованными, так как масштаб карты (1 : 5000) и расстояние между реперными точками не позволяют решать проблему границ между фитоценозами.

Для более точного выяснения характера границ между фитоценозами косимой степи и их размеров была проведена специальная методическая работа. Был заложен трансект длиной 600 м, пересекающий наиболее высокие и ровные участки 13-го квартала Казацкой степи ЦЧЗ в пределах контура береговокострово-степно-разнотравной ассоциации.

Растительность на трансекте описывали следующими способами.

1. Проводили визуальное картирование по всей линии трансекта с зарисовкой на глаз всех заметных разностей в растительном покрове.

2. Через каждые 100 м на трансекте закладывали 5 пробных площадей (10×10 м), на которых отмечали общее проективное покрытие, покрытие по группам (разнотравье, злаки, бобовые и осоки), а также покрытие каждого вида.

3. На этих же пробных площадях брали круговую пробу, где растительность описывали на 10 учетных площадках по 0.25 м^2.

4. Вдоль трансекта было заложено 300 площадок по 0.25 м^2, расположенных регулярно через 1.5 м (на расстоянии 2 м между их центрами). Таким образом собранные материалы обрабатывали тремя статистическими методами. Во-первых, рассчитывали межвидовую сопряженность по коэффициенту Браве (Нешатаев, 1976а), а также попытались классифицировать площадки по содержанию в них плеяд взаимосопряженных видов (Терентьев, 1959, 1960). Наборы таких описаний могли быть положены в основу выделения фитоценозов. Во-вторых, устанавливали сопряженность между зонами высокого обилия и высокой встречаемости видов. Этот метод был предложен В. И. Василевичем (1970) для выделения микрогруппировок, но рекомендовался и для выделения структур иного порядка. В-третьих, определяли сходство между площадками с помощью евклидова расстояния (Василевич, 1969, 1975).

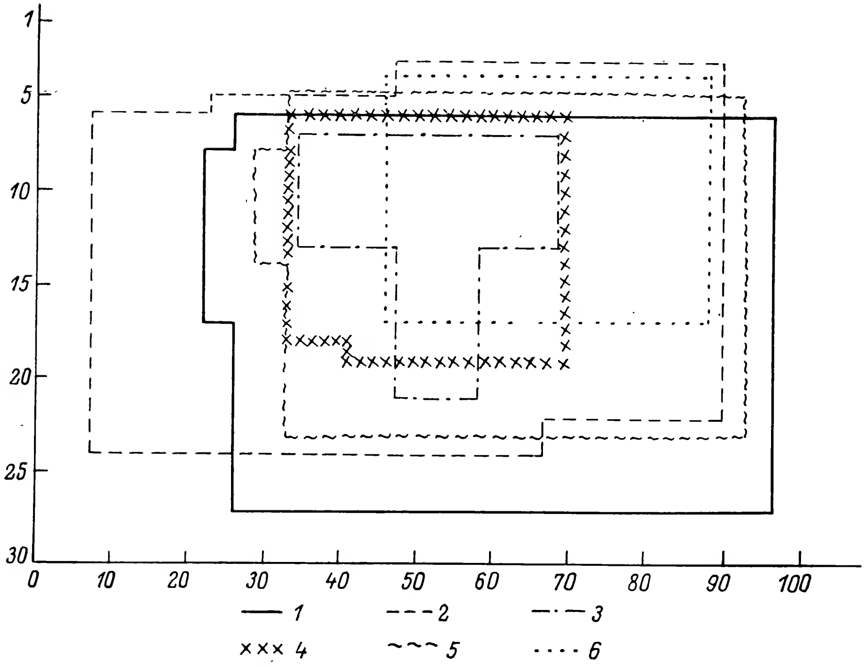


Рис. 2. Экологическая характеристика плеяд по факторам увлажнения, богатства и засоления почвы (по Раменскому и др., 1956).

По оси абсцисс — увлажнение, *по оси ординат* — богатство и засоленность почв. Плеяды: *1* — Phleum phleoides, *2* — Galium boreale, *3* — Chamaecytisus ruthenicus, *4* — Thalictrum minus, *5* — Vicia tenuifolia, *6* — Veronica chamaedrys.

Поскольку анализ 300 учетных площадок, расположенных по трансекту, дает более полную картину изменения растительности, прежде всего приведем его итоги.

Для расчета межвидовых сопряженностей из 121 вида, зарегистрированного на 300 площадках, были отобраны 35 видов с константностью от 20 до 70%. На уровне связи +0.15 выявилось 6 плеяд взаимосопряженных видов (рис. 1). Внутренняя связанность видов в плеядах обычно невелика, и плеяды относятся к самому неустойчивому типу — цепочных плеяд. Кроме того, 3 плеяды содержат всего по 2 вида. Такую слабую выраженность плеяд можно объяснить узким эколого-фитоценотическим диапазоном выборки.

Экологическая трактовка плеяд основывалась на сведениях об экологии составляющих их видов, собранных по литературным источникам. Были использованы также шкалы Л. Г. Раменского с соавторами (1956) по факторам увлажнения, богатства и засоленности почв (рис. 2). По отношению к увлажнению все плеяды видов можно разделить на три группы, которые по мере сужения экологической амплитуды как бы «вставляются» друг в друга. Наиболее широкой экологической амплитудой обладают плеяда Phleum phleoides и плеяда Galium boreale (название плеяды дается по одному из входящих в нее видов), что в основном связано с присутствием в них *Elytrigia repens* и *Festuca valesiaca*, причем к группе наиболее ксерофильных видов плеяды Phleum phleoides (на ее степной характер указывают связанные с ней менее сильной связью такие без сомнения степные виды, как *Stipa pennata*, *Thymus marschallianus*) присоединяется мезофит *Elytrigia repens*, а к более мезофильным видам плеяды Galium boreale — ксерофит *Festuca valesiaca*. Можно предположить, что пырей ползучий благодаря вегетативному размножению способен занимать повышенные элементы микрорельефа, чаще образованные роющей деятельностью животных. Плеяда Galium boreale по существу смешанная, она содержит как степные, так и луговые виды, поэтому принадлежность к ней типчака можно объяснить лишь широкой экологической амплитудой этого вида.

Две другие плеяды — Vicia tenuifolia и Veronica chamaedrys — имеют более узкую экологическую амплитуду, причем амплитуда плеяды Veronica chamaedrys сильно сдвинута в сторону наибольшего увлажнения из-за участия в ней лесолуговых элементов, в то время как виды плеяды Vicia tenuifolia частично занимают и степные экотопы.

Лугово-степная плеяда Chamaecytisus ruthenicus и степно-луговая Thalictrum minus образуют третью группу и характеризуются более узкой и почти совпадающей экологической амплитудой. Это, во-первых, говорит о большой условности в выделении таких переходных эколого-фитоценотических групп видов и, во-вторых, подчеркивает их специфику, т. е. приуроченность не к луговым и степным, а именно к лугово-степным экотопам. Каких бы то ни было закономерностей в дифференциации плеяд по отношению к фактору богатства и засоленности почв обнаружить не удалось, что, видимо, неслучайно в условиях широкого распространения на участке мощных черноземов.

Несмотря на достаточно четкий экологический характер выделенных плеяд, при классификации описаний на их основе мы встретились с большими трудностями. Это связано с тем, что часть описаний содержит либо не все виды плеяд, либо виды нескольких плеяд сразу. Таких описаний больше половины (163 из 300). На это обстоятельство неоднократно указывалось в литературе (Hopkins, 1957; Василевич, 1969; Coetzee, Werger, 1975).

Применение «индекса группы» (Самойлов, 1970), позволяющего учитывать не только наличие в описании видов плеяды, но и их обилие, дало возможность успешнее провести классификацию площадок (только в 7% от всего числа площадок не была установлена одна преобладающая плеяда).

В результате оказалось, что площадок, содержащих в себе виды плеяды Phleum phleoides и плеяды Veronica chamaedrys, очень мало (соответственно 4 и 2% от общего числа площадок). Видимо, это связано с редкой встречаемостью в условиях плакорной степи крайних степных и лесолуговых экотопов. Наибольшее число описаний (36%) содержит виды смешанной плеяды Galium boreale. На основании этого можно сделать вывод о преобладании на водоразделах именно лугово-степных экотопов и переходном характере растительности исследуемого участка.

На трансекте возможно выделить участки из описаний, содержащих виды одной какой-нибудь плеяды, однако на их долю приходится меньше половины всей протяженности трансекта (49%).

Таким образом, данный метод дает нам представление о значительной неоднородности растительности водораздела, однако с его помощью не удается вычленить фитоценозы.

Другой статистический метод, примененный с целью выделения фитоценозов, основывается на изучении размещения видов и их обилия по трансекту. Для этого были рассчитаны математически достоверные зоны высокого, среднего и низкого обилия видов с константностью выше 70% и относительно высоким проективным покрытием (*Bromopsis riparia*, *Filipendula vulgaris*, *Salvia pratensis* — (рис. 3). Для видов с константностью от 20 до 70% и контагиозным типом размещения, установленным методом итераций (Терентьев, 1964; Василевич, 1969, 1970), выделяли зоны высокой и низкой встречаемости с помощью таблиц (Weber, 1961). Далее эти виды были проверены на сопряженность с зонами обилия только костра берегового с помощью коэффициента Браве, так как зоны высокого обилия *Filipendula vulgaris* и *Salvia pratensis* совпали соответственно с зонами высокого и среднего обилия костра берегового. В результате выделилось три группы видов: 1 — виды, связанные с зоной обилия костра берегового достоверной положительной связью; 2 — виды, связанные с зоной обилия костра берегового достоверной отрицательной связью;

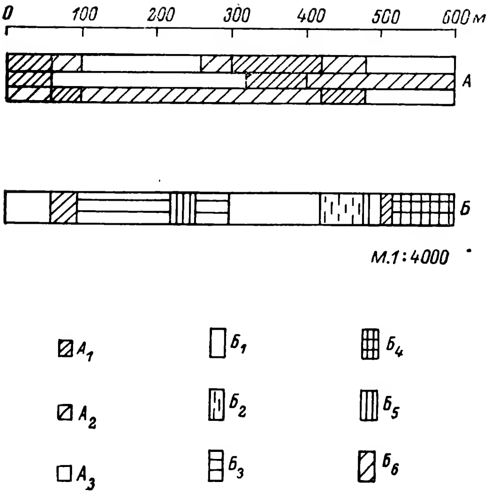


Рис. 3. Расположение зон обилия доминирующих видов (*А*) и фитоценозов (*Б*) по трансекту № 1.

A_1 — *Bromopsis riparia*, A_2 — *Filipendula vulgaris*, A_3 — *Salvia pratensis*; $Б_1$—$Б_4$ — субассоциации берегонокострово-степно-разнотравной ассоциации: $Б_1$ — берегово-кострово-степно-разнотравная (лабазниковая), $Б_2$ — береговокострово-степно-разнотравная (лабазниково-шалфейная), $Б_3$ — береговоразнотравно-степно-разнотравная (шалфейная), $Б_4$ — безосто-кострово-береговокострово-степно-разнотравная (шалфейная); $Б_5$ — безостокострово-лугово-разнотравная ассоциация, $Б_6$ — виково-лугово-разнотравная ассоциация.

3 — виды, не связанные с зоной (связь равна нулю) или имеющие с зоной недостоверные связи.

Для наших целей особенно важны первые две группы видов. С зоной высокого обилия костра берегового связано равное число степных и луговых видов (по 8). Среди них: степные[1] — *Phleum phleoides*, *Salvia pratensis* и луговые — *Trifolium pratense*, *Primula veris*. С зоной низкого обилия костра берегового связано больше луговых элементов (9 из 12). К ним относятся такие, как *Carex michelii*, *Bromopsis inermis*, *Melampyrum cristatum*. Из этого следует, что структурные единицы, в основе которых лежит зона высокого обилия костра берегового, носят более степной характер, чем те, которые связаны с зонами его низкого обилия. Зона среднего обилия этого вида по экологии сопряженных с нею видов занимает промежуточное положение. С ней связаны в основном луговые виды (*Helictotrichon pubescens*, *Campanula persicifolia* и *Bunias orientalis*), но 4 вида являются общими с зоной высокого обилия костра берегового: 2 степных (*Chamaecytisus ruthenicus*, *Falcaria vulgaris*) и 2 луговых (*Calamogrostis epigeios*, *Plantago lanceolata*).

Таким образом, примененный метод позволяет выделить некие однородные участки на трансекте и даже дать им экологическую оценку по соотношению экологических групп сопряженных с ними видов. Однако практически границы между участками определяются только на основе зон обилия доминирующих видов, чего, видимо, недостаточно для того, чтобы считать их границами фитоценозов в силу низкой степени доминирования видов. Чтобы добиться объективности в проведении границ, необходимо учитывать всю совокупность видов и их количественное участие в травостое, что можно сделать, определив евклидово расстояние между площадками. При этом мы не заменяли проективного покрытия видов на корень квадратный из него, как это рекомендует Василевич (1967), для снижения влияния на величину дистанции доминантов и повышения роли остальных видов. Во-первых, доминанты в нашем случае являются и так достаточно слабыми (проективное покрытие не превышает 10—20%), а, во-вторых, проективное покрытие большинства видов равняется 1%, поэтому извлечение корня либо ничего не изменит, либо сотрет и так очень небольшие различия.

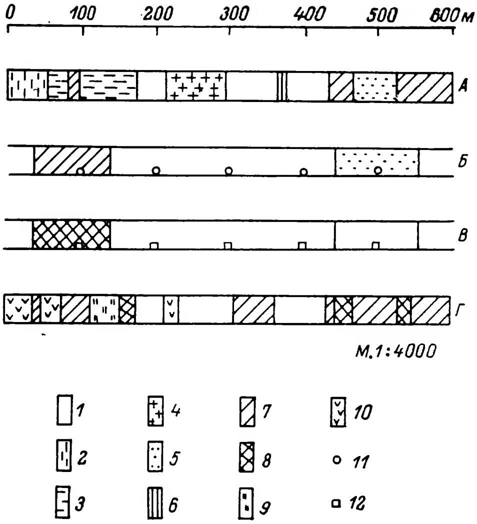
С целью сокращения объема работы было проведено пробное усреднение по 5 и по 10 площадок. Границы структурных единиц, выделенные с усреднением и без него, в общих чертах совпадают. Мы считаем, что для выделения фитоценозов в такой довольно однородной растительности, как луговые степи, усреднение по 5 площадок весьма приемлемо с точки

---

[1] Эколого-фитоценотическая группа в данном случае понимается широко. Все виды условно делятся на степные и луговые с учетом имеющихся сведений по их экологии, ареалу и связи с типами растительности.

Рис. 4. Неоднородность растительности, установленная разными методами на трансекте № 2.

А — метод статистической обработки мелких площадок, расположенных регулярно по трансекту; *Б* — метод круговых проб; *В* — метод пробных площадей (100 м²); *Г* — метод глазомерного картирования. *1—5* — субассоциации береговокострово-степно-разнотравной ассоциации: *1* — береговокострово-степно-разнотравная (лабазниковая), *2* — береговокострово-степно-разнотравная (лабазниково-шалфейная), *3* — береговокострово-степно-разнотравная (шалфейно-лабазниковая), *4* — береговокострово-степно-разнотравная (землянично-лабазниковая), *5* — виково-береговокострово-степно-разнотравная (лабазниковая); *6* — безостокострово-лугово-разнотравная ассоциация; *7* — виково-лугово-разнотравная ассоциация; *8* — виковая ассоциация и пятна вики тонколистной; *9* — пятна шалфея лугового; *10* — пятна эспарцета песчаного; *11* — круговая проба; *12* — пробная площадь.



зрения результатов и оптимально в плане уменьшения счетных операций. В итоге сравнивалось не 300, а 60 усредненных описаний.

Дистанцию рассчитывали следующим образом: сначала все описания сравнивали с первым описанием, а потом еще с несколькими. В качестве таких описаний отбирали те, которые располагались в середине намечающихся зон близких значений дистанции, полученных при сравнении с первым описанием, и не имели заметных пятен видов. В результате оказалось возможным выделение относительно гомогенных зон низких и высоких значений дистанции. Однако низкий уровень их различий не дает возможности однозначно проводить границы между зонами.

Таким образом, разбить трансект на четкие структурные единицы на основе расчета только дистанции не удается, поэтому зоны высоких и низких ее значений сопоставляли с зонами обилия доминирующих видов и в случае их несовпадения искали причину. Когда отклонение дистанции (чаще ее увеличение) связано с присутствием отдельных пятен разных видов, образующих внутриценотическую мозаику, границы структурных единиц устанавливали по зонам обилия доминантов. Если же увеличение значений дистанции связано с присутствием на нескольких соседних площадках одного вида, дающего высокое проективное покрытие, то выделяли особую структурную единицу, где данный вид играл роль доминанта.

Проверка трех статистических методов обработки описаний, собранных по трансекту, показала, что для успешного выделения фитоценозов в таком физиономически очень однородном и сложном растительном покрове, который наблюдается на водоразделах луговых степей, необходимо одновременно учитывать как распределение обилия доминантов, так и сходство площадок по всему набору видов.

Только благодаря совместному применению этих двух методов на водоразделе косимой степи (трансект № 1) было выделено 10 фитоценозов, относящихся к 8 субассоциациям трех ассоциаций (рис. 3).

Результаты, полученные путем статистической обработки трансекта, дают возможность оценить достоинства и недостатки других методов выделения ассоциаций, а именно глазомерного картирования, описания площадок по 100 м² и заложения круговых проб (из 10 площадок по 0.25 м²) (рис. 4).

Метод глазомерного картирования растительности позволяет выделить участки с заметным преобладанием того или иного вида. Однако данный метод переоценивает роль аспективных видов, таких как *Salvia pratensis*, *Onobrychis arenaria* и особенно *Vicia tenuifolia*. Так, участки с господством *Vicia tenuifolia* составили 70% длины трансекта при глазомерном картировании, в то время как участки с викой тонколистной в качестве субдоминанта по результатам статистической обработки трансекта занимают всего 30%. Одновременно роль видов, находящихся в нижних пологах травостоя (*Filipendula vulgaris*, *Fragaria viridis*), и малоаспективных злаков (*Bromopsis inermis*) сильно занижена. Таким образом, давая представление о некоторой неоднородности водораздельной растительности, этот метод неприменим для выделения ассоциаций.

Площадки по 100 м², наиболее часто применяемые при изучении травянистой растительности, дают более веские основания для выделения ассоциаций. Однако объективная оценка соотношений биологических и экологических групп видов в таких многовидовых сообществах не всегда достижима. В этом случае человеческому глазу свойственна переоценка аспективных видов растений, поэтому на трех из пяти площадях ассоциации соответствуют выделенным другими методами, а на двух с участием *Vicia tenuifolia* несовпадение происходит в одном случае на уровне субассоциации, а в другом — ассоциации и связано с завышением роли этого вида при проективном учете на большой площади.

Названные недостатки этих методов устраняются при использовании для описания растительности серии мелких (по 0.25 м²) площадок, так как повышается точность определения соотношения различных групп видов. Применение круговых проб иногда приводит к завышению роли видов, образующих большие пятна. Примером может быть *Calamagrostis epigeios*, который в одной из точек выходит в субдоминанты. В целом же круговые пробы дают правильное представление о растительности в конкретных точках, но при этом остается неизвестным ее характер между пробами, что в значительной мере выясняется применением более трудоемкого метода заложения большого числа мелких площадок в регулярном порядке.

На основании размещения обилия доминирующих видов и сходства между площадками на изучаемом участке косимой степи (трансект № 2) было выделено 12 фитоценозов, относящихся к тем же трем ассоциациям, которые были выделены на трансекте № 1. Но и этот метод является далеко несовершенным, так как он дает представление о соотношении тех или иных фитоценозов по протяженности, а не по площади. Из сказанного следует, что целесообразнее применять не один, а несколько таких трансектов, но это бы привело к значительному увеличению объема работ.

Несмотря на эти недостатки, статистическая обработка описаний, собранных по трансекту, позволила не только констатировать неоднородность водораздельной части растительности Казацкого участка, но и выявить составляющие ее структурные единицы.

Данные, полученные по двум трансектам (рис. 3 и 4), заложенным на одном и том же месте в 1979 и 1980 гг., свидетельствуют о том, что фитоценозы могут иметь протяженность от 8 до 126 м, причем фитоценозы луговых степей чаще бывают 60—80, а остепненных лугов — 10—20 м. Это объясняется приуроченностью луговых сообществ к блюдцам, потяжинам и другим понижениям сопоставимого размера. Кроме того, мелкие фитоценозы (точнее — их фрагменты) могут разделять фитоценозы, относящиеся к одной субассоциации, что фактически выражается во внедрении фрагмента одной ассоциации в другую и образовании комплексов. Примером этого может служить береговокострово-степно-разнотравная (шалфейно-лабазниковая) субассоциация с вкрапленным в нее фрагментом виково-лугово-разнотравной ассоциации (рис. 4), которая в благоприятных условиях занимает более обширные территории (34—66 м). В качестве другого примера можно привести береговокострово-степно-разнотравную (лабазниковую) субассоциацию, разделенную безостокострово-лугово-разнотравной ассоциацией, которая на данном участке представлена только этим небольшим фрагментом (8 м, рис. 4).

Существование переходных зон между фитоценозами (2—10 м), а также границы типа «вкраплений» наряду со слабой морфологической выраженностью самих фитоценозов в значительной мере усложняют общую картину водораздельной растительности луговых степей. Несмотря на это, в ней возможно выделение достаточно однородных участков, соответствующих, по нашим представлениям, фитоценозам, причем наибольшую территорию на косимых участках Казацкой степи занимает береговокострово-степно-разнотравная ассоциация луговых степей (81—84%). К отрицательным элементам микрорельефа приурочены небольшие по площади виково-лугово-разнотравная и безостокострово-лугово-разнотравная ассоциации остепненных лугов, которые вкраплены в основной фон главной ассоциации.

Из сказанного можно сделать следующие выводы.

1. Сложность выделения фитоценозов в луговых степях связана прежде всего со слабой выраженностью границ между ними, что объясняется отсутствием мощных доминантов, богатым видовым составом и большим экологическим разнообразием видов, а также довольно высокой однородностью среды на водораздельных участках.

2. Выделение фитоценозов и их ассоциаций различными полевыми методами привело к выводу о целесообразности для детальных исследований растительности применения метода трансект с регулярным заложением по нему большого числа мелких учетных площадок.

3. Из трех статистических методов обработки описаний, собранных по трансекту, наиболее приемлемым оказался метод, учитывающий, с одной стороны, распределение обилия преобладающих видов и сходство площадок — с другой.

4. В результате изучения водораздельной растительности Казацкой степи ЦЧЗ было выделено три ассоциации, относящиеся к двум подтипам растительности: луговых степей (береговокострово-степно-разнотравная) и остепненных лугов (безостокострово-лугово-разнотравная, виково-лугово-разнотравная).

ЛИТЕРАТУРА

Алехин В. В. (1935). Проблема фитоценоза и некоторые новые фактические данные. Уч. зап. МГУ, 4. — Василевич В. И. (1967). К методике анализа границ фитоценозов. Бюл. МОИП, отд. биол., 72, 3. — Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. Л., Наука. — Василевич В. И. (1970). Неравномерность распределения видов в сообществе и ее количественный анализ. В кн.: Мозаичность растительных сообществ и ее динамика. Владимир, ВГПИ. — Василевич В. И. (1975). Выявление границ в растительном покрове. Бюл. МОИП, отд. биол., 80, 3. — Дохман Г. И. (1968). Лесостепь европейской части СССР. К познанию закономерностей природы лесостепи. М., Наука. — Иванова М. А. (1938). К вопросу динамики ярусности степных фитоценозов. Зап. фак. естеств. Моск. обл. пед. инст. — Каден Н. Н. (1940). Очерк растительности Казацкой степи под Курском. Тр. Центр.-Чернозем. гос. заповедн. 1. М. — Нешатаев Ю. Н. (1968—1969). Геоботаническое обследование Казацкого участка Центрально-Черноземного заповедника им. В. В. Алехина. Л., Леспроект. — Нешатаев Ю. Н. (1976а). Простейшие алгоритмы вычисления коэффициента межвидовой сопряженности Браве для целей классификации растительности. Бот. ж., 61, 5. — Нешатаев Ю. Н. (1976б). Выборочно-статистический метод крупномасштабного геоботанического картирования. В кн.: Геоботаническое картирование. Материалы XII МБК. Л., Наука. — Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. (1956). Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., Сельхозиздат. — Самойлов Ю. И. (1970). Опыт классификации лугов поймы реки Мсты. Бот. ж., 55, 10. — Терентьев П. В. (1959). Метод корреляционных плеяд. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 9. — Терентьев П. В. (1960). Дальнейшее развитие метода корреляционных плеяд. В кн.: Применение математических методов в биологии, 1. Л. ЛГУ. — Терентьев П. В. (1964). Применение метода итераций в количественном учете животных. В кн.: Применение математических методов в биологии, 3. Л., ЛГУ. — Coetzee B. J., Werger J. A. (1975). On association — analysis and the classification of plant communities. Vegetatio, 30. — Hopkins B. (1957). Pattern in the plant community. J. Ecol., 45, 2. — Weber E. (1961). Grundriss der biologischen Statistik. Jena.

Ленинградский государственный университет. Получено 9 II 1981.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47+57) 581.3

ИВАН ДМИТРИЕВИЧ РОМАНОВ (1906—1980)

M. S. YAKOVLEV. IVAN DMITRIYEVICH ROMANOV (1906—1980)

1 ноября 1980 г. после тяжелой болезни ушел из жизни один из ведущих эмбриологов растений нашей страны доктор биологических наук, профессор Иван Дмитриевич Романов.

И. Д. родился в Торжке Калининской обл. 27 III 1906 г. в семье земского служащего. Рано лишившись отца, он с особой теплотой вспоминал мать, которая учительствовала в сельской школе. По ее настоянию после средней школы он окончил педагогический техникум и преподавал некоторое время в средней школе. В 1926 г. поступил в Московский университет и в 1931 г. успешно закончил биологический факультет по отделению высших растений. Своими учителями он считал крупнейших ботаников того времени профессоров М. И. Голенкина и К. И. Мейера. В качестве практиканта И. Д. начал работать во Всесоюзном институте хлопка (Ташкент) и на долгие годы связал свою научную и преподавательскую деятельность с Узбекистаном (1932—1957 гг.). Работая в Среднеазиатском государственном университете им. В. И. Ленина (САГУ), И. Д. защитил кандидатскую (1939 г.), а затем и докторскую (1944 г.) диссертации.

С первых шагов своей научной деятельности И. Д. проявил глубокий интерес к изучению эмбриональных структур покрытосемянных растений и главным образом — к развитию и эволюции зародышевого мешка. Первая его публикация относится к изучению зародышевого мешка в роде *Gossypium* (1936), а последняя — к развитию и типизации зародышевых мешков покрытосемянных, вошедшая в справочное руководство «Сравнительная эмбриология цветковых растений» (1981).

И. Д. являлся одним из лучших специалистов в области изучения онтофилогенеза зародышевых мешков цветковых растений. Он описал новые формы зародышевого мешка Adoxa-типа у видов родов *Tulipa* и *Gagea*. И. Д. выявил изменчивость зародышевых мешков и показал, что для объяснения их строения и эволюции нет необходимости прибегать к сомнительным аналогиям с архегониями голосемянных. Исходным типом зародышевого мешка, по мнению И. Д., является наиболее распространенный среди покрытосемянных моноспорический Polygonum-тип, возникший в процессе эволюции покрытосемянных. Наряду с изучением развития и эволюции зародышевых мешков И. Д. выяснил, что темп развития семяпочек и зародышевых мешков у ранне- и позднеспелых сортов хлопчатника не зависит от скороспелости сорта. В том и другом случаях формирование генеративной сферы протекает одинаково. Это обстоятельство имеет существенное значение для генетических работ селекционеров. Кроме того, он опубликовал несколько работ по мегагаметогенезу, развитию и изменчивости мегаспор у хлопчатника.

В октябре 1957 г. И. Д. перешел в Институт цитологии и генетики Сибирского отделения АН СССР на должность заведующего отделом физических, химических и цитологических основ наследственности. Здесь он проработал до конца 1960 г., а в январе 1961 г. переехал в Ленинград и начал работать во Всесоюзном институте растениеводства им. Н. И. Вавилова, где возглавил лабораторию цитоэмбриологии и анатомии растений. В этот период И. Д. в основном изучал структуру ядер эндосперма, аномальные митозы и цитоплазматические градиенты а также морфологию пыльцы и формирование каллозы в микро- и мегаспорах. Особое внимание он уделил изучению развития пыльцевых зерен и тапетума. Последний представляет собой своеобразный внутренний слой стенки пыльника, прилегающий к спорогенной ткани. При его участии осуществляется «питание» формирующихся пыльцевых зерен и в какой-то степени — образование экзины благодаря наличию «телец Убиша», или орбикул. И. Д. точно установил, что последние осуществляют непосредственный контакт клеток тапетума с формирующимися пыльцевыми зернами, при этом происходит отложение спорополленина в оболочке пыльцы. Изучая генезис микроспор, И. Д. детально описал процесс образования каллозы, начиная с мейоза и кончая более поздними фазами, когда появляются так называемые гребни, способствующие расхождению тетрады микроспор и расположению их в один ряд по периферии гнезда пыльника на протяжении всей его длины.

Работы И. Д. отличаются необычайной тщательностью, они всегда прекрасно иллюстрированы оригинальными рисунками и микрофотографиями, безукоризненны по своим выводам и глубине мысли.

И. Д. был блестящим педагогом. На протяжении четверти века (1932—1957) он читал курсы лекций по морфологии и анатомии растений, эмбриологии и цитологии, биометрии и дарвинизму в САГУ. К числу его многих учеников принадлежат ныне здравствующие доктора биологических наук В. А. Руми, Н. А. Власова, Н. С. Беляева, Л. И. Орел и многие кандидаты наук.

И. Д. являлся активным участником многих конференций и совещаний по эмбриологии и цитологии. На XII Международном ботаническом конгрессе (1975) он был организатором подсекции Цитологии и симпозиума «Развитие и ультраструктура пыльцы».

И. Д. принадлежал к числу наиболее разносторонне образованных ботаников-морфологов. Его обширная научная эрудиция и богатый педагогический опыт снискали глубокое к нему уважение. Будучи активным членом ВБО он входил в состав редколлегии «Ботанического журнала». Все знавшие И. Д. будут с благодарностью вспоминать его указания и советы по многим разделам ботанической науки.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ И. Д. РОМАНОВА

1936. К морфогенезу завязи хлопчатника. В кн.: Вопросы цитологии, эмбриологии и анатомии хлопчатника. Ташкент, Союз НИХИ.

Причины трудной скрещиваемости отдаленных видов хлопчатника. В кн.: Краткое содержание и направления исслед. работ ЦСС. Ташкент, Союз НИХИ.

Развитие зародышевого мешка в роде *Gossypium* (предварительное сообщение). В кн.: Вопросы цитологии, эмбриологии и анатомии хлопчатника. Ташкент, Союз НИХИ.

Сравнительная эмбриология рода *Gossypium*. В кн.: Краткое содержание и направление исслед. работ ЦСС. Ташкент, СоюзНИХИ.

Die Embryosackentwicklung in der Gattung *Gagea* Salisb. Planta, 25.

1937. К биологии цветения люцерны. Бюл. Ташкент. СоюзНИХИ.

Онтогенез клетки, развитие зародышевого мешка и оплодотворение у хлопчатника. Текст и рисунки. В кн.: Строение и развитие хлопчатника. М.; Л.

Цитология хлопчатника. В кн.: Справочник по хлопководству. Ташкент, Союз НИХИ.

Эмбриологический метод в систематике высших растений. Материалы к I съезду ученых Узбекистана. Ташкент.

1938. Новая форма зародышевого мешка Adoxa-типа у *Tulipa tetraphylla* и *T. ostrowskiana*. ДАН СССР, 19, 1—2.

1939. Две новые формы зародышевого мешка в роде *Tulipa*. ДАН СССР, 22, 3.

Изменчивость и направление эволюции зародышевого мешка в роде *Gagea*. Канд. дис. Ташкент.

1944. Эволюция зародышевого мешка цветковых растений. Докт. дис. Ташкент.

1945. Эволюция зародышевого мешка в группе *Tulipaeae* семейства *Liliaceae*. Бюл. САГУ, 23.

1947. Стерильность семяпочек и поведение пыльцевых трубок в завязи межвидовых гибридов хлопчатника. Изв. АН УзССР, 1.

1949. Избирательность оплодотворения у хлопчатника. Тез. докл. научн. конф. САГУ в честь 25-летия УзССР. Ташкент, Изд. САГУ.

1952. К анатомии реликтовых растений. Анатомия листа *Tulipa regelii*. Бюл. МОИП, отд. биол., 57, 5.

1954. Тетрадная пыльца у *Fritillaria eduardii*. Бюл. МОИП, отд. биол., 59, 6.

Эмбриологические исследования хлопчатника. I. Развитие спорообразующих клеток в семяпочках. Тр. САГУ, 53, Ташкент.

1955. Опыт причинного анализа форм тетрад макроспор. Тез. докл. Совещ. эмбриол. Лен. гос. унив. Л.

Эмбриологические исследования хлопчатника. II. Макроспорогенез и причины изменчивости формы тетрад макроспор. Тр. САГУ, 73, биол. наука, 20.

1957. Зародышевый мешок в роде *Tulipa*. ДАН СССР, 115, 5.

Онтогенетическая изменчивость и эволюция зародышевого мешка цветковых растений. Тез. докл. делегатск. съезда ВБО. Л.

1959. The embryo sac and pollen morphology in *Tulipa*. Proc. IX Intern. Botanical Congress. Montreal, II.

1960. Двойное оплодотворение у *Gagea chomutovae*. Эволюция онтогенеза зародышевого мешка покрытосеменных растений. III совещ. эмбриол. М., МГУ.

Параллелизм в эволюции зародышевого мешка покрытосеменных. В кн.: Вопросы эволюции, биогеографии, генетики и селекции. М.; Л., Наука.

Развитие семяпочек и зародышевого мешка у хлопчатника. В кн.: Хлопчатник, 3, гл. 13. Ташкент, Изд. АН УзССР.

1961. Изменение морфологии и анатомических коэффициентов листьев кенафа в онтогенезе растения. В кн.: Морфогенез растений, 2, М.; Л., Наука. (Совместно с М. Г. Пахомовой).

Происхождение особой структуры ядер эндосперма у *Gagea*. ДАН СССР, 141, 4.

Темпы развития зародышевого мешка у хлопчатника. Узб. биол. ж., 1. (Совместно с Н. А. Власовой).

1963. Аномальные митозы и цитоплазматический градиент в зародышевых мешках некоторых цветковых растений. I. Виды рода *Rhinopetalum* и *Erythronium sibiricum*. Цитология, 5, 6.

Полярность и симметрия клеток при развитии пыльцы злаков. Тез. докл. IV совещ. эмбриол. Л.

1964. Anomalous mitosis in the embryo sacs of some *Lilioideae*. X Intern. Botanical Congress. Edinburgh.

1965. Аномальные митозы и цитоплазматический градиент в зародышевых мешках некоторых цветковых растений. II. Виды *Tulipa*. Цитология, 7, 1.

Морфология пыльцы видов картофеля. Тр. прикл. бот., ген., сел., 37, 3.

Опыт анализа некоторых особенностей развития зародышевого мешка Fritillaria-типа. Бот. ж., 50, 9.

Эмбриологические исследования и систематика. В кн.: Проблемы современной ботаники. М.; Л., Наука.

1966. Специфические особенности развития пыльцы злаков. ДАН СССР, 169, 2.

1968—1969. Женский гаметофит покрытосеменных растений. Материалы Всес. симп. по эмбриологии растений. Киев, Наукова думка.

Исследование по цитологии. Тр. прикл. бот., ген., сел., 39, 2 (1968); 41, 1 (1969).

1970. Движение ядер при развитии зародышевого мешка у *Solanum virgaltorum* (Bitt.) Card. et Harwcies. Бот. ж., 55, 11.

Особенности развития пыльцы злаков и значение их для некоторых генетических исследований. Генетика, 4, 10.

Развитие пыльцы пшеницы по наблюдениям на живом материале. Бюл. Всес. инст. растениевод. им. Н. И. Вавилова, 15.

1971. Типы развития зародышевого мешка покрытосеменных растений. В кн.: Проблемы эмбриологиии. Киев, Наукова думка.

Цитомиксис и его последствия в микроспороцитах Triticale. Генетика, 7, 12.

Certain peculiarities of pollen development in *Gramineae* and their importance for taxonomic and genetic problems. The USSR Min. Agric., Dep. Sci. Tech. Co-op. with foreign countries. Moscow.

1972. Зародышевый мешок. БСЭ, изд. 3-е.

1973. Механизм прикрепления пыльцевых зерен злаков к стенке гнезд пыльников. Тр. прикл. бот., ген., сел., 50, 1. (Совместно с С. Р. Грабовской).

1975. Цитогенетические исследования гексаплодных тритикале. В кн.: Тритикале. Изучение и селекция. (Совместно с И. Д. Орловой).

1980. Цитология эндосперма цветковых растений. Киев—Донецк, Вища школа. Совместно с Соколовым И. Д., Аминовым Н. Х.

1981. Зародышевый мешок. ЗМ — типы развития. В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. 1. Л., Наука.

М. С. Яковлев.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 12 III 1981.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 582.5 (100)

V. H. Heywood (consultant editor). Flowering plants of the world. Oxford—London—Melbourn. Oxford University Press, 1979, p. 1—336. (**В. Х. Хейвуд** (отв. редактор). Цветковые растения мира. 1979. Оксфорд—Лондон—Мельбурн)

S. S. KHARKEVICH. (A REVIEW)

В популярной ботанической справочной литературе появился ценный обзор семейств цветковых растений мировой флоры, подготовленный коллективом авторов под руководством известного английского ботаника V. H. Heywood. В составлении сводки приняли участие 44 ботаника, представляющих 8 стран (Англия, Ирландия, Испания, Швейцария, Чехословакия, США, Канада и Австралия). Основную часть авторского коллектива (37 человек) составили англичане.

С первого же взгляда обращает на себя внимание очень хорошее полиграфическое исполнение (удобный формат, роскошные суперобложка и обложка, мелованная бумага, обилие прекрасно выполненных черно-белых и цветных рисунков, приятный шрифт, практически отсутствие опечаток), сочетающееся с хорошо продуманной и легко обозримой архитектоникой книги.

После краткого «Предисловия», автором которого является J. Taylor — директор Ботанического сада Кью в 1956—1971 гг., следуют главы «Цветковые растения» и «Классификация», написанные ответственным редактором Heywood.

В главе «Цветковые растения» дана общая характеристика цветковых, или покрытосемянных, растений по сравнению с голосемянными, от которых, по мнению автора, они обособились в раннем мелу; показано их доминирующее значение в настоящее время; освещена их роль для человеческого общества; очерчено географическое распространение и обращено внимание на срочную необходимость охраны генофонда растений, богатства и разнообразия цветковых растений, особенно усиленно уничтожаемых в тропической зоне.

В главе «Классификация» отмечено, что к классу цветковых растений в настоящее время относится примерно 250 тыс. видов. Цветковые растения включают подклассы двудольных и однодольных, подразделяемые затем соответственно на 6 и 4 надпорядков. Всего рассмотрено 77 порядков и 305 семейств. В отдельных случаях выделены подсемейства, трибы и подтрибы, а для некоторых видов — разновидности и культивары. В связи с тем, что освещаемым таксоном в рассматриваемом обзоре является семейство, отмечено расхождение в оценке их общего количества, вызванное в основном различиями во взглядах на их объем. Так, G. Bentham и J. Hooker (1862—1883) признавали 179 семейств цветковых растений, A. Cronquist (1968) — 354, R. Thorne (1976) — 321 и А. Л. Тахтаджян (Takhtajan, 1969) — 417.

Авторы сводки придерживаются системы G. Stebbins (1974), многокрасочную вертикальную проекцию которой приводят. Отмечается, что хотя эта система и основана на системе Cronquist (1968), она является новейшим обобщением ряда систем. Иногда авторы прибегали к включению мелких семейств в ближайшие, «родственные» семейства. Так, род *Monotropa*, выделяемый чаще всего в отдельное семейство, включен в сем. *Ericaceae*.

В конце главы дана система рассматриваемого класса растений с линейным перечнем по тексту подклассов, надпорядков, порядков и семейств. Для сравнения в таблицах даны цветные рисунки примитивных и продвинутых в эволюционном отношении цветков, а также основных черт дву- и однодольности. Для всех семейств приведены английские народные названия, чаще всего производимые от латинских названий родов. При латинских названиях авторы таксонов не указаны.

В отдельной главе «Глоссарий» дан обширный алфавитный перечень ботанических терминов и понятий с пояснением их значения и содержания, сопровождаемых прекрасными цветными рисунками. Необходимость этой главы, по мнению ее автора Heywood, вызвана, с одной стороны, стремлением к более доступному изложению материала и, с другой, — значительно большей трудностью ботанической терминологии, чем зоологической.

Основную часть книги составляет собственно обзор семейств по принятой системе, изложенной по единой схеме, с выделением следующих рубрик: наименования (латинское и английское); самая краткая, общая, в несколько строк, характеристика семейства; распространение; диагностические признаки; классификация и хозяйственное значение. Кроме текстовой части, отдельно, на единой бланковке размером 6×4 см, показан красновато-коричневым сплошным цветом ареал семейства на земном шаре, а снизу, в виде статистической колонки, указаны число родов, видов, а также в самой конспективной форме охарактеризованы географическое распространение и хозяйственное значение. Авторство обработок указано при помощи инициалов, расшифровка которых приведена в начале книги.

Параллельно с текстом на полстраницы даны в основном черно-белые тонированные рисунки целых растений, отдельных их частей или органов с соответствующими подтекстовками и указанием масштаба. Большое число цветных рисунков дано также параллельно с текстом в виде вклеек (на одну страницу, две смежные страницы или в разворот). Рисунки, отличающиеся не только научной точностью, но и высокой художественностью, выполнены художниками-иллюстраторами Victoria Goaman, Judith Dunkley и Christabel King. Авторство рисунков не обозначено.

Сводка завершена легко обозримым и очень удобным общим указателем латинских и английских названий растений до рода, а также списком литературы, включающим 58 наименований. Из работ советских ботаников указаны лишь две общетеоретические сводки А. Л. Тахтаджяна, вышедшие за рубежом на немецком и английском языках.

Не пытаясь оценивать рассматриваемую сводку в целом, хотелось бы остановиться на освещении географического распространения семейств, встречающихся на советском Дальнем Востоке (СДВ) и представляющих, как нам кажется, большой ботанико-географический интерес из-за берингийских связей Евразии с Северной Америкой.

Уже при самом беглом просмотре картографического материала (изложенные в тексте данные о географическом распространении из-за их краткости не дают полного представления ни об ареале, ни о его границах) бросается в глаза обилие ошибок и неточностей, искажающих реальную картину распространения семейств на СДВ, а следовательно, и по лику Земли, несмотря на очень мелкий масштаб карт.

Эти ошибки и неточности в отношении СДВ можно разделить на четыре группы: I. Не указанные для региона семейства. II. Необоснованно приведенные семейства. III. Семейства, границы распространения которых нанесены значительно севернее реальных. IV. Семейства, северные границы которых показаны значительно южнее реальных.

I. Для СДВ не показаны 13 семейств, освещенных в сводке и имеющих значительное распространение в регионе. Сем. *Menispermaceae*, представленное видом *Menispermum dahuricum* DC., распространено в Зее-Буреинском, Удском и Уссурийском, а также в Ангаро-Саянском и Даурском флористических районах в Восточной Сибири.[1] Сем. *Pyrolaceae*, бореальное по своему складу, указано лишь для приатлантических районов Европы и Северной Америки, хотя на СДВ распространены чуть ли не от Арктики и до крайнего юга все его 4 рода (*Pyrola*, *Orthilia*, *Moneses*, *Chimaphila*). Сем. *Thymelaeaceae* представлено видом *Daphne kamtschatica* Maxim., распространенным в Камчатском, Удском, Уссурийском и Сахалинском районах. В последнем районе распространен и второй вид — *D. jezoensis* Maxim. Для Уссурийского и Сахалинского районов не указано сем. *Aquifoliaceae*, представленное тремя видами рода *Ilex*. Не указано также сем. *Rutaceae*, представленное на юге региона видами *Phellodendron amurense* Rupr., *Ph. sachalinense* (Fr. Schmidt) Sarg., *Dictamnus dasycarpus* Turcz., а на юге Сахалинского района — вечнозеленым видом *Skimmia repens* Nakai. Такая же участь постигла и сем. *Polygalaceae*, представленное на юге СДВ видами *Polygala sibirica* L., *P. tenuifolia* Willd. и *P. japonica* Houttuya. Не показаны семейства *Phrymaceae*, *Butomaceae*, *Scheuchzeriaceae*, *Eriocaulaceae* (представлено шестью видами) и *Pontederiaceae* (представлено двумя видами). Не указано и сем. *Iridaceae*, хотя СДВ является общеизвестным центром видового богатства типового рода, а вид *Iris setosa* Pall. ex Link распространен от Чукотки до крайнего юга региона. Довольно часто встречается на юге региона и является объектом промышленных заготовок *Dioscorea nipponica* Makino из пропущенного для СДВ сем. *Dioscoreaceae*.

Многие из отмеченных семейств не указаны не только для СДВ, но и для соседних территорий. Так, сем. *Scheuchzeriaceae* не приведено для Сибири, а сем. *Rutaceae* — для Маньчжурии и п-ова Корея и т. д.

В сводке вообще пропущено сем. *Actinidiaceae*, распространенное, по J. Willis (1966), в тропической и восточной Азии, Австралии и тропической Америке, а в СССР — только на СДВ. Можно было бы предположить, что авторы сводки объединили его с каким-либо другим, близким семейством, но это, по-видимому, не произошло, так как ни один из трех родов (*Actinidia*, *Saurauia*, *Clematoclethra*), относимых к этому семейству, не упомянут.

II. Словно в порядке компенсации за пропущенные для СДВ семейства его флора «обогащена» почти двумя десятками семейств, в большинстве субтропических и не свойственных не только рассматриваемому региону, но нередко и СССР в целом. Представители многих из этих семейств произрастали на территории СССР в третичный период, и лишь некоторые из них известны в настоящее время в культуре. Так, семейства *Calycanthaceae*, *Nyssaceae* и *Buxaceae* показаны до широты с. Аян в Приохотии. Сем. *Lauraceae* показано для побережья оз. Ханка в Приморском крае. Семейства *Piperaceae* и *Phytolaccaceae* показаны для южного Приморья. Семейства *Cercidiphyllaceae* и *Apocynaceae* показаны до устья р. Уда (первое показано также для о. Сахалин). Сем. *Hamamelidaceae*, представленное в СССР лишь единственным видом *Parrotia persica* (DC.) C. A. Mey., распространенным в Талыше, на юго-западном побережье Каспийского моря, показано почти до широты Магадана и Сахалина. Семейства *Theaceae* и *Myrtaceae*, не представленные во флоре СССР, показаны для юга Приморского края. Для юго-запада Приморского края показаны семейства *Tamaricaceae*, *Bignoniaceae* и *Verbenaceae*. Сем. *Eleagnaceae* показано для Приморья, Приохотии и п-ова Камчатка, а сем. *Zygophyllaceae* — до п-ова Тайгонос, на севере западного побережья Охотского моря. Сем. *Hydrophyllaceae*, единственный представитель которого — *Phacelia tanacetifolia* Benth. — был однажды собран на юге СДВ как явно адвентивный вид, указано для Чукотского автономного округа и севера Камчатской обл., по-видимому, по аналогии с Аляской, где, по Hultén (1968), известны два вида этого рода. В довершение следует отметить, что сем. *Anacardiaceae*, отсутствующее в материковой части СДВ, отмечено для юго-запада Приморья, а для Сахалинского региона, где произрастают два вида относимого к этому семейству рода *Rhus*, наоборот, не показано.

---

[1] Здесь и в дальнейшем распространение дано, кроме особо оговоренных случаев, по «Флоре СССР» (1934—1964, тт. I—XXX).

III. Границы многих семейств нанесены значительно севернее их реального распространения. Так, сем. *Berberidaceae* показано севернее г. Магадана, в то время как единственный его представитель — *Berberis amurensis* Rupr. — распространен лишь в Уссурийском флористическом районе, а относимый к этому семейству с натяжкой вид *Caulophyllum robustum* Maxim. едва доходит до устья р. Амур; сем. *Myricaceae* показано для Приохотии и в обход Пенжинской губы — для севера Камчатской обл., в то время как единственный во флоре региона его представитель — *Myrica tomentosa* (DC.) Aschers. et Graebn. — по западному побережью Охотского моря не доходит до устья Уды, а в Камчатской обл. встречается лишь кое-где на восточном и западном побережьях п-ова Камчатка.

Сем. *Fagaceae*, типичное для Восточноазиатской флористической области (Тахтаджян, 1978), показано до п-ова Тайгонос и п-ова Камчатка, даже севернее территорий, относимых к Циркумбореальной области; сем. *Paeoniaceae*, представленное на юге СДВ тремя видами, показано для юга Магаданской обл. и п-ова Камчатка, где они не удаются даже в культуре; также показано сем. *Tiliaceae*, свойственное широколиственнолесной зоне; сем. *Moraceae*, в которое авторы включают сем. *Cannabaceae*, показано до широты г. Магадана и для всего о. Сахалин, а на самом деле в материковой части региона единственный представитель — *Humulus scandens* (Lour.) Merr. — распространен в Зее-Буреинском и Уссурийском районах, а *Morus bombycis* Koidz. — только на островах Монерон и Кунашир в Сахалинском р-не.

Сем. *Celastraceae* показано для всей Приохотии и п-ова Камчатка, а на самом деле виды родов *Euonymus* и *Celastrus* едва доходят до устья Амура; сем. *Rhamnaceae* показано до юга Магаданской обл. и для всей Камчатской обл., а на самом деле в своем распространении на север едва пересекает Амур, в Камчатской обл. его совершенно нет; сем. *Vitaceae* показано до широты с. Аян, а на самом деле оно распространено на материке в Зее-Буреинском и Уссурийском районах; семейства *Aceraceae* и *Linaceae*, показанные до п-ова Тайгонос, не доходят в своем распространении на север до устья Уды.

Конфуз произошел и с сем. *Araliaceae*, показанным для всей Приохотии и Камчатской обл. Согласно А. П. Нечаеву (1969), элеутерококк и все сем. *Araliaceae* достигают северной границы распространения в среднем течении р. Амгунь (52°50′ с. ш.) в Хабаровском крае. Нахождение в Камчатской обл. представителя этого семейства было бы большой флористической сенсацией. Неправильно и указание сем. *Araceae* до южной части Чукотского автономного округа и всей Камчатской обл. Это семейство отсутствует в северной части Приохотии, а в Камчатской обл. представлено видами *Lysichiton camtschatcense* (L.) Schott и *Calla palustris* L., распространенными лишь в южной части п-ова Камчатка. Аналогично этому сем. *Lobeliaceae*, представленное на СДВ единственным видом *Lobelia sessilifolia* Lamb. и показанное для Приохотии и всей Камчатской обл., на севере Приохотии не отмечено, а в Камчатской обл. известно лишь на п-ове Камчатка. Указание для широты с. Аян сем. *Oleaceae*, имея в виду дальше всего на север идущий вид *Fraxinus mandshurica* Rupr., не соответствует действительности, так как этот вид не доходит до Тугуро-Чумиканского р-на Хабаровского края. Сем. *Hydrocharitaceae* указано для всей территории СДВ за исключением Чукотского автономного округа, а в действительности же оно распространено лишь в южных районах, а в Сахалинском р-не полностью отсутствует. Сем. *Smilacaceae*, представленное на СДВ единственным видом — *Smilax maximowiczii* Koidz., показано до устья р. Уды и всего о. Сахалин, а в действительности распространено лишь на юге Уссурийского р-на, а для Сахалинского р-на вообще неизвестно.

IV. Для более чем 30 семейств северная граница распространения показана значительно южнее реальной. Так, для севера Хабаровского края, Магаданской и Камчатской областей не указаны семейства *Papaveraceae*, *Fumariaceae* и *Boraginaceae*. Последнее семейство не приводится для Охотии, а также для Аляски, где оно, по Hultén (1968), представлено целым рядом родов (*Lappula*, *Hackelia*, *Plagiobothrys*, *Cryptantha*, *Amsinckia*, *Asperugo*, *Myosotis* и *Mertensia*). Для Аляски не указаны также и первых два семейства.

Для Чукотского автономного округа не показаны семейства *Portulacaceae*, *Polygonaceae* (не приводится также для Аляски), *Plumbaginaceae*, *Primulaceae*, *Cornaceae* и *Lentibulariaceae*. Для северной части округа не приведены семейства *Geraniaceae*, *Scrophulariaceae* и *Valerianaceae*, хотя там представлены соответственно виды таких родов, как *Geranium*, *Castilleja*, *Valeriana* и др. По представлениям авторов сводки, до побережья Северного Ледовитого океана не доходят такие семейства, как *Fabaceae* и *Cyperaceae*, представленные там многочисленными видами, являющимися подчас фоновыми эдификаторами и доминантами.

Особо следует остановиться на флоре п-ова Камчатка, имея в виду очень хорошую ее изученность и известность благодаря трудам В. Л. Комарова (1927—1930) и Hultén (1927—1930). Тем не менее северная граница распространения сем. *Umbelliferae* нанесена в средней части полуострова, а на севере полуострова и в Чукотском автономном округе как будто это семейство не представлено. Для п-ова Камчатка не показано также сем. *Juncaginaceae*, хотя оба известных вида рода *Triglochin* там широко распространены; была попытка выделить эндемичный термальный вид *T. komarovii* Lipsch. ex Pavl. Для полуострова не показаны также такие семейства, как *Typhaceae* и *Lemnaceae*. Сем. *Ceratophyllaceae* показано для южной части п-ова Камчатка, хотя распространено и севернее (*Myriophyllum*). Для Камчатской обл. и Чукотского автономного округа не показано также сем. *Chenopodiaceae*. Сем. *Callitrichaceae* показано только примерно до широты Магадана, хотя на самом деле представлено севернее, а также на п-ове Камчатка. Если верить авторам сводки, то сем. *Caprifoliaceae* распространено лишь до широты несколько севернее устья р. Уды и на о. Сахалин, хотя на самом деле в Приохотии, в Камчатской обл. и севернее распространены четыре вида рода *Lonicera*, два вида рода *Sambucus*, а также арктобореальный вид с почти циркумполярным ареалом *Linnaea borealis* Gronov. ex L. На п-ове Камчатка распространен эндемичный вид *Sambucus kamtschatica* E. Wolf.

До северного побережья Пенжинской губы показано распространение сем. *Elatinaceae*, в Приохотии не встречающееся. Нет в Приохотии и сем. *Zannichelliaceae*, указанного вплоть до п-ова Тайгонос. В то же время представленное там сем. *Euphorbiaceae* (довольно часто встречается вид *Euphorbia discolor* Ledeb.) показано лишь для Уссурийского и Сахалинского районов.

Ошибочно мнение авторов сводки об отсутствии представителей сем. *Liliaceae* на большей части таежной зоны и субарктики Евразии. Что касается сем. *Orchidaceae*, то оно не показано на широкой полосе от Кавказа до Магадана—Охотска.

Допущены также неточности в изображении границ ареалов ряда семейств на юге региона. Так, для самого юго-запада Приморского края указаны семейства *Loranthaceae* (единственный представитель семейства *Viscum coloratum* (Kom.) Nakai распространен значительно дальше на север — на юге Хабаровского края и в Приморском крае), *Juglandaceae* (на материке представлено видом *Juglans manshurica* Maxim., распространенным в Зее-Буреинском и Уссурийском районах; в островной Сахалинской обл. представлено видом *J. sieboldiana* Maxim., распространенным на о. Кунашир), *Asclepiadaceae* (ряд родов и видов представлен в Зее-Буреинском, Уссурийском и Сахалинском районах) и *Chloranthaceae* (два вида рода *Chloranthus* распространены в Сахалинском р-не). Сем. *Najadaceae* показано для Удского и Сахалинского районов, а на самом деле распространено в Зее-Буреинском и Уссурийском районах.

Не следует полагать, что рецензируемая сводка грешит ошибками и неточностями лишь в отношении дальневосточного региона. Мы уже попутно отмечали это на примере других регионов СССР, а также США (Аляска) и др.

Следует обратить внимание на интенсивно исследуемый в настоящее время, хотя и очень бедный во флористическом отношении шестой континент — Антарктиду. Как известно, для этого континента, переживающего в настоящее время ледниковый период, приводилось лишь два вида сосудистых растений: *Colobanthus crassifolius* Hook. f. (сем. *Caryophyllaceae*) и *Deschampsia antarctica* Hook. f. (сем. *Gramineae*), о чем говорит также и R. Good (1974 : 241). Но тем не менее эти семейства для Антарктиды не указаны. В то же время приведены такие семейства, как *Callitrichaceae*, *Rubiaceae*, *Juncaginaceae* и *Cyperaceae*. Сем. *Rubiaceae* показано для всей прибрежной полосы материка. В тексте указано распространение этого семейства для арктических и антарктических регионов. В отношении остальных семейств никаких данных в тексте нет. Не допущена ли здесь ошибка вследствие путаницы между Антарктидой как материком и Антарктической флористической областью, далеко не ограничивающейся континентом Антарктида?

Подводя итог, следует заметить, что из 115 семейств, указанных для СДВ, допущены ошибки и неточности в характеристике географического распространения в отношении более 70 семейств. Это произошло в первую очередь, по-видимому, из-за того, что для составления характеристик семейств цветковых растений столь обширной по территории, разнообразной по условиям среды и богатой по растительному миру (представлено 153 семейства из общего числа 305) страны, как СССР, не были приглашены советские авторы и рецензенты. Следует также отметить, что более трети семейств, по отношению к которым были допущены ошибки, описаны одним и тем же автором.

Как видно из самих обработок, а также из списка литературы, не были использованы такие фундаментальные сводки, как «Флора СССР» (тт. I—XXX, 1934—1964), «Арктическая флора» (вып. I—VII, 1960—1975, продолжающееся издание), «Флора полуострова Камчатка» В. Л. Комарова (1927—1930) и др. Этот факт нельзя объяснить наличием языкового барьера хотя бы потому, что «Флора СССР» переиздана на английском языке. Не использованы также такие опубликованные на английском языке сводки, как «Flora of Kamtschatka» E. Hultén (1927—1930), его же «Flora of Alaska and neighbouring territories» (1968), «Flora of Japan» J. Ohwi (1965), «Lineamenta Florae Manshuricae» M. Kitagawa (1939) и др., в которых очень обстоятельно очерчен ареал многих видов, распространенных на СДВ. Что касается сводки «Flora of Alaska. . .», то для всех описанных в ней видов даны точечные и контурные карты ареалов на Аляске, Чукотке и Камчатке, а также общие ареалы.

При определении границ ареала семейств в большинстве случаев авторы пошли, по-видимому, по легкому, но неверному пути ботанико-географической интерполяции: зная примерно северные пределы распространения семейств в Западной Европе и притихоокеанских регионах США, они интерполировали северную границу на всем протяжении евразиатского материка. Для подтверждения можно сослаться хотя бы на семейства *Fagaceae* (с. 62) и *Araliaceae* (с. 218) с тождественными, проходящими на одной широте северными границами в Америке и Евразии, оказавшимися не подходящими для Евразии. Так, сем. *Fagaceae* показано для Сибири, Казахстана, Средней Азии и Среднего Урала, а сем. *Araliaceae*, охарактеризованное в тексте как космополитное, указано для обширных пространств Сибири, Казахстана, Средней Азии, вплоть до Ленинграда. О северной границе их фактического распространения на СДВ мы уже говорили.

Неточности в указании границ ареалов вызваны, по всей вероятности, методологической ошибкой, заключающейся в ложной исходной позиции относительно тождества физико-географической ситуации в континентальных и приокеанических районах, отрыве растений от их среды и стремлении привести в «соответствие» к одной и той же широте северную границу распространения того или иного семейства в северном полушарии. Авторы сводки пренебрегли тем общеизвестным фактом, что в северных умеренных широтах Тихого океана на западе проходят холодное Курильское, а на востоке — теплое Аляскинское течения (Муромцев, 1976), вызывающие соответственно значительное снижение на юг северной границы распространения южных растений на восточном побережье северной части Евразии и повышение ее на север — в северной части тихоокеанского побережья Северной Америки. На географическое распространение растений в Приохотии сильное влияние оказывает также близость Якутского полюса холода.

Нельзя утверждать, что широко использованный авторами сводки метод ботанико-географической интерполяции во всех случаях оказался неэффективным. Так, в отношении сем. *Adoxaceae* с единственным видом *Adoxa moschatellina* L. метод «сработал». По поводу отсутствия этого вида в Камчатской обл. в свое время сокрушался известный ботанико-географ В. Б. Сочава (1930). В 1975 г. этот вид был собран нами в окр. с. Манилы Пенжинского р-на Камчатской обл., в устье р. Пенжины (неопубликованные данные). Автор обработки этого семейства в сводке независимо от нас точно показал ареал семейства до самого устья р. Пенжины. Правда, он не обозначил его севернее, в Чукотском автономном округе, где этот вид встречается, а также не указал для Аляски, для которой его приводит Hultén (1968).

В заключение следует отметить, что рецензируемая книга, удачно дополняющая теоретическую сводку Good (1974) «The geography of the flowering plants» и реализующая ее на уровне семейств современной флоры мира, представляет несомненный интерес. Она является важным этапом в изучении хорологии семейств цветковых растений мира. Безусловно возникнет необходимость в еще одном переиздании этого ценного справочника. В связи с этим хотелось бы высказать авторскому коллективу и издательству пожелание снабдить новое издание ключом для определения рассматриваемых семейств цветковых растений мира, а также устранить ошибки и неточности.

ЛИТЕРАТУРА

Арктическая флора СССР. (1960—1975). I—VII. Л., Наука. — Комаров В. Л. (1927—1930). Флора полуострова Камчатки, 1—3. — Муромцев А. М. (1976). Гидрологический режим. Тихий океан. В кн.: БСЭ, 3-е изд., 25, М. — Нечаев А. П. (1969). Северные границы ареалов аралиевых в Приамурье. Раст. ресурсы. 5, 3. — Сочава В. Б. (1930). О некоторых интересных растениях Анадырского края. Журн. Русск. бот. общ., 4. — Тахтаджян А. Л. (1978). Флористические области Земли. Л., Наука. — Bentham G., Hooker J. D. (1862—1883). Genera plantarum, 1—3. London. — Cronquist A. (1968). The evolution and classification of flowering plants. London. — Good R. (1974). The geography of the flowering plants. 4-e ed., London—Beccles and Colchester. — Hultén E. (1927—1930). Flora of Kamtchatka and the adjacent island, 1—4. Kungl. Svenska Vetenskapsakad. Handl., ser. 3. — Hultén E. (1968). Flora of Alaska and neighbouring territories. Stanford Univ. Press, California. — Kitagawa M. (1939). Lineamenta florae manshuricae. Rep. Inst. Sci. Res. Manchoukuo, 3. — Ohwi J. (1965). Flora of Japan. Smith. Inst. Washington. — Stebbins G. L. (1974). Flowering plants. Evolution above the species level. London. — Takhtajan A. (1969). Flowering plants. Origin and dispersal. Edinburgh. — Thorne R. F. (1976). A phylogenetic classification of the angiospermae. Evol. Biol., 9. — Willis J. C. (1966). A dictionary of the flowering plants and ferns. Cambridge Univ. Press.

С. С. Харкевич.

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 12 I 1981.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9 (517.3)

Растительность речных пойм Монгольской Народной Республики (Опыт синтаксономического анализа с использованием флористических критериев). Биологические ресурсы и природные условия Монгольской Народной Республики, т. 13. — Л.: Наука, 1980, 284 с. Ц. 3 р. 40 к. Т. 750.

V. I. VASILEVICH, N. P. GURICHEVA, Z. V. KARAMYSHEVA, E. P. MATVEEVA. (*A REVIEW*). THE VEGETATION OF THE RIVER FLOOD PLAINS IN THE MONGOLIAN PEOPLE'S REPUBLIC. (AN ATTEMPT OF SINTAXONOMICAL ANALYSIS WITH THE USE OF FLORISTIC CRITERIA). BIOLOGICAL RESOURCES AND NATURAL CONDITIONS OF THE MONGOLIAN PEOPLES'S REPUBLIC, VOL. 13, LENINGRAD, 1980, p. 284.

Известно, что до 70-х годов растительность пойм Монголии оставалась почти совсем неизученной и сведения о ней в опубликованных трудах очень лаконичны. Учитывая, что в самом ближайшем будущем пойменная растительность МНР (особенно северных рек) будет использоваться в народном хозяйстве, проведение подробного геоботанического обследования пойм нужно считать очень своевременным.

Монография состоит из «Предисловия», шести глав, «Заключения» и «Списка литературы», содержащего 55 наименований, в том числе две иностранные работы.[1] Авторами книги является большой коллектив ученых, перечисленный в «Предисловии», — геоботаники Л. М. Гареева, Р. Ш. Кашапов, Н. Манибазар, Б. М. Миркин, В. С. Мухаметшина, Л. Г. Наумова, почвовед С. В. Максимович; при участии Б. Дашняма, Л. Цаганмама, Г. Церенбалжида, Л. И. Онищенко, К. К. Габбасова, а также студентов Монгольского государственного университета и Монгольского сельскохозяйственного института. Общее руководство полевыми исследованиями и обработкой материала осуществлял Б. М. Миркин.

Как же решили авторы свою основную задачу — восполнить пробел в знаниях о растительном покрове МНР? Какие флористические, фитоценотические и географические закономерности и особенности растительности пойм МНР были вскрыты при анализе огромного фактического материала: свыше 3.5 тыс. геоботанических описаний, выполненных на многочисленных ключах, охвативших практически все поймы основных рек МНР?

Критический разбор этой монографии тем более важен, что сами авторы придают ей особое значение, подчеркивая в «Предисловии», что они рассматривают эту книгу «не только как геоботанический очерк малоизученного объекта, но и как теоретико-методическую работу», а главное как «апробацию метода классификации растительности, недостаточно известного советским исследователям» (с. 7). Такой подход к анализу фактического материала требует от авторов крайней четкости формулировок, ясности в изложении методических приемов, тщательности в оформлении материала и т. д.

Основной задачей, стоящей перед авторским коллективом, была классификация пойменной растительности, поэтому мы уделим главное внимание анализу именно тех глав, которые содержат этот материал.

В обширной главе 3 (с. 39—98), состоящей фактически из трех таблиц, дана характеристика флоры пойм МНР. Это несомненно наиболее ценная часть работы, особенно табл. 17 («Ценотическая и эколого-географическая характеристика флоры пойм МНР»), где приведены сведения о 854 видах растений, встречающихся в поймах 14 рек МНР. К сожалению, авторы практически не анализируют этот материал (на 58 страниц таблиц приходится всего 1.5 страницы текста), считая, что таблицы не нуждаются в комментариях. Однако с таким мнением авторов нельзя согласиться. Хотя бы краткое обсуждение особенностей флоры пойм рек в разных природных регионах, а также некоторых редких флористических находок представило бы большой интерес, тем более что авторы пишут о 400 новых местонахождениях видов, не указанных в «Конспекте флоры МНР» (Грубов, 1955). Обращение к таблице не всегда дает желаемый результат. Например, авторы пишут о том, что «особенно пополнилась картина географического распределения представителей р. *Salix*» (с. 98), из таблицы же это не следует, так как ни у одного из 23 видов рода *Salix* не стоит значка, свидетельствующего о новом местонахождении.

---

[1] Вызывает удивление отсутствие в списке литературы работы W. Hilbig, Z. Schamsran (1977), на которую авторы написали рецензию (Кашапов и др., 1980). В этой работе описывается растительность речных долин рек Дзабхан и Кобдо, которые авторы монографии изучили не столь подробно. Жаль также, что они не сделали ссылок на свои более ранние публикации, характеризующие речные поймы МНР.

Досадно, что в таблице допущены и ошибки, из-за которых читатель, мало знакомый с флорой МНР, может получить весьма превратное представление об экологии некоторых видов. Известно, например, что *Stellera chamaejasme* является типично гликофитным степным видом, свойственным преимущественно щебнистым субстратам. В табл. 17 (с. 80) это растение отнесено к постоянным видам для кл. Halerpestes salsuginosa, объединяющего «сообщества солончаковатых лугов с мезоморфной структурой» (с. 197), что не согласуется с экологией данного вида. Просмотрев табл. 47—52, характеризующие различные синтаксоны этого класса, обнаруживаем *Stellera chamaejasme* в числе видов (правда, указано, что уже редких), присущих варианту Koeleria cristata в субассоциации Elymus chinensis+Iris lactea. Из описания варианта Koeleria cristata узнаем, что он «характеризуется наибольшей солончаковатостью почв (индикатор — *Puccinellia hauptiana*)» (с. 206). Каким образом могла попасть *Stellera chamaejasme* в число постоянных видов класса солончаковатых лугов и почему типично степное растение *Koeleria cristata* используется для названия наиболее солончаковатых типов лугов, совершенно непонятно.

Stellera chamaejasme указана в табл. 17 и для кл. Elymus secalinus, но в таблице, характеризующей синтаксоны этого класса (табл. 61), данный вид отсутствует.

Далее лугово-степной вид *Silene repens* и степной вид *Dianthus versicolor* ошибочно названы для солончаков кл. Sueda corniculata, а луговой вид *Thalictrum simplex* также ошибочно значится как постоянный вид для пустынно-степного кл. Allium polyrrhizum.

В характеризующих таблицах кл. Suaeda corniculata нет видов *Phragmites communis* и *Myricaria dahurica*, хотя они указаны для этого класса в обобщенной табл. 17 (кстати, там этот класс назван почему-то Triglochin maritima). *Achnatherum splendens* ошибочно указан как доминант в кл. Elymus secalinus, однако в характеризующих таблицах данного синтаксона этого вида нет. Он приведен для кл. Elymus chinensis, но этот класс для данного вида не указан в табл. 17.

Мы просмотрели данные лишь для небольшой части видов и убедились, что таблицы, в которых приведена характеристика флоры, составлены крайне небрежно и пользоваться ими нужно с большой осторожностью. Особенно это касается «ценотической характеристики» (графа 2) в табл. 17 с ее мало понятным делением видов на: «доминирует», «постоянный», «редкий». Как видно из пояснений к этой таблице, авторы считают доминирующими те виды, постоянство которых превышает 50%, но ведь высокое постоянство отнюдь не означает доминирования.

В графе 1 табл. 17 показана связь растений с определенными высотными поясами, среди которых авторы выделяют лесной (верхняя часть с инверсиями высокогорной растительности), лесной (средняя и нижняя части), лесостепной, степной, пустынно-степной и пустынный. Эти подразделения очень неравнозначны по своему объему (рангу), а три последних следует назвать не столько высотно-поясными, сколько зональными и подзональными, так как они включают и равнинные территории с соответствующими зональными и подзональными выделами.

Принципы отнесения видов к тем или иным высотным поясам также неясны. Например, для типично степного вида *Cleistogenes squarrosa* в графе 1 указана связь с лесным, лесостепным, степным и пустынно-степным поясами. По данным табл. 17, этот вид доминирует в двух классах, относящихся к степному типу растительности (классы Orostachys spinosa и Elymus secalinus), а также в луговом кл. Thalictrum simplex и в классе растительности солончаков Suaeda corniculata. Просмотр таблиц, характеризующих эти классы, показывает, что в классах Elymus secalinus и Suaeda corniculata его совсем нет, а в луговом кл. Thalictrum simplex он встречен лишь в 3 описаниях из 1163. Можно ли считать данный вид постоянным для лугов и нужно ли указывать его для лесного и лесостепного поясов?

Основным содержанием книги, как считают сами авторы, является изложение результатов классификации растительности пойм МНР, а не принципов и методов работы (с. 99). Мы позволим себе не согласиться с этим утверждением. Если данная монография задумана как теоретико-методическая, то прежде всего необходимо было четко и последовательно изложить предложенный авторами метод обработки геоботанических описаний, а не отсылать читателя к предшествующим публикациям. Это значительно облегчило бы понимание всего материала, а особенно объема и содержания выделенных синтаксонов.

Авторы книги утверждают, что они применяют методику Браун-Бланке в модификации A. Jurko (1973), но разработки Jurko не получили распространения в Западной Европе; его предложения никто не использует. В действительности не пользуются ими и авторы данной книги. Они нигде не упоминают о введенных Jurko количественных критериях и не применяют их. В этом легко убедиться, просматривая таблицы. Зачем понадобилось упоминать имя Jurko всуе?

Теоретические принципы классификации также практически не обсуждаются. В главе 4 («Классификация растительности речных долин»)[2] в тезисной форме изложены «несколько наиболее общих замечаний принципиального характера» (с. 99), из которых ясно, что авторы являются сторонниками флористического метода классификации. Но они отказались от использования эколого-социологических групп видов, на основе которых строится классификация Браун-Бланке, так как считают, что на экологически пестром фоне пойм «индивидуальные особенности видов проявляются ярче, чем закономерности их ассоциирования» (с. 99). Использование групп совместно встречающихся видов совершенно неизбежно при флористическом подходе к классификации. По соотношению групп видов, характерных для разных классов, порядков, союзов и ассоциаций, западноевропейские геоботаники устанавливают систематическое положение синтаксонов.

Посмотрим, к каким результатам привел авторов монографии применяемый ими метод, и сравним эти результаты с данными по синтаксонам, выделяемым на лугах геоботаниками, работающими в Центральной Европе. Конечно, растительность пойм МНР имеет свои особенности, но и там, и тут луга характеризуются полидоминантностью, резкими флуктуациями видового состава в разные сезоны и годы и т. д.

Глава, где дана характеристика растительности пойм, начинается с диагностической таблицы классов, где для 6 типов растительности приведено 34 диагностических вида. По нашему мнению, это крайне мало для разделения высших единиц растительности. Например, кл. Vaccinium отличается от остальных классов наличием только 3 диагностических видов, кл. Juniperus pseudosabina — 4, кл. Orostachys spinosa — 1, а классы Thalictrum simplex, Betula rotundifolia и Elymus chinensis не имеют ни одного свойственного только этим классам диагностического вида. В качестве примера укажем, что для одного из классов луговой растительности —

---

[2] Отметим кстати, что авторы очень часто не делают различий между понятиями «пойма» (часть дна речной долины, заливаемая в половодье) и «долина», в которую входят пойма, надпойменные террасы и коренной берег.

Molinio-Arrhenatheretea — R. Tüxen (1937) приводит 38 характерных видов, а в обзоре растительности Польши («Szata . . .», 1972) указано 28 видов. Там же для кл. Festuco-Brometea (остепненные луга) приведено 70 видов. Высшие единицы классификации оказались у авторов очень обедненными по составу диагностических видов и вопреки их намерениям практически лишенными флористической характеристики.

Низшие синтаксономические единицы (субассоциации и варианты) с этой точки зрения охарактеризованы более удовлетворительно, хотя и здесь при просмотре возникает много недоумений. В табл. 21 дана характеристика кл. Vaccinium и единственной в нем одноименной ассоциации. Из 5 диагностических видов этого класса (табл. 19) только 2 приведены в этой группе, а остальные попали в группы сквозных и диагностических видов субассоциации. Что это? Неряшливость авторов или нераскрытие за недостатком места «тайны» метода? В следующем кл. Betula rotundifolia таких «метаморфоз» с диагностическими видами не произошло.

Субассоциации и варианты характеризуются во многих случаях достаточно большим числом диагностических видов, но в отличие от того, что обычно делают западноевропейские геоботаники, эти виды приводятся все вместе, а не подразделяются для каждой субассоциации или варианта и не обводятся рамкой. Читателю предоставляется самому решать, какие виды характерны для того или иного синтаксона. Сделать это далеко не во всех случаях просто, так как многие виды присутствуют в нескольких синтаксонах примерно с равной встречаемостью. Например, диагностический вид *Salix pseudopentandra* встречается в 5 вариантах из 9 (табл. 26). Сходным образом ведут себя *Betula fruticosa*, *Polygonum lapathifolium*, *Festuca ovina*, *Carex pediformis* и мн. др. Объем выделенных единиц установить очень сложно, так как в работе отсутствуют полные списки конкретных описаний (с показателями обилия и покрытия). В приведенных таблицах некоторую основу для сравнения может дать число постоянных видов (с постоянством 80% и более). Чем больше таких видов, тем, по-видимому, более узкую амплитуду варьирования имеет синтаксон. В классе луговой растительности Thalictrum simplex число видов со встречаемостью 80% и более в различных вариантах ассоциаций таково: в асс. Thalictrum simplex+Vicia cracca (табл. 30): 2, 5, 3, 0, 0, 4; в асс. Thalictrum simplex+ +Dasiphora fruticosa (табл. 32): 3, 3, 5, 10. Для сравнения приведем данные по ассоциациям лугов Польши (Tumidajowicz, 1971): в субасс. Arrhenatheretum elatior typicum таких видов 28, в субасс. A. e. alopecuretosum — 13, A. e. brizetosum mediae — 23, в асс. Lolio-Cynosuretum — 11, в асс. Molinietum coerulaea — 21. Следовательно, многие варианты, выделенные в поймах МНР, значительно шире западноевропейских субассоциаций. В этих синтаксонах нет ни большого сходства флористического состава, ни гомогенности видов по экологическим свойствам. Например, просмотр списка характеризующей таблицы кл. Orostachys spinosa (табл. 55) показывает, что этот класс крайне искусствен. Да и сами авторы пишут, что он объединяет петрофитные варианты разных зональных типов степей: луговых, типичных и даже пустынных.

Для исследователя, работавшего в степях Монголии, покажется странным объединение в одном классе сообществ с постоянным участием мезофильного кустарника *Dasiphora fruticosa* с комплексом ксеромезофильных и мезофильных лугово-степных и даже луговых видов, таких как *Helictotrichon schellianum*, *Melandrium triste*, *Sanguisorba officinalis*, *Trifolium lupinaster*, *Gentiana macrophylla* и многих других (асс. Orostachys spinosa+ +Dasiphora fruticosa), а также пустынно-степных сообществ с постоянным участием *Allium polyrrhizum* с комплексом типично степных и пустынно-степных видов (вариант Stipa krylovii в асс. Orostachys spinosa+ +Allium polyrrhizum). По-видимому, это следствие того, что для данного класса установлен, как мы писали ранее, только один диагностический вид — *Orostachys spinosa* — петрофил, имеющий очень широкий экологический ареал и встречающийся в МНР начиная от высокогорных степей до северных вариантов пустынных степей.

Таким же искусственным представляется и кл. Elymus secalinus (табл. 61). Хотя авторы пишут, что сообщества этого класса должны быть «оценены как луговые степи» (с. 238), он объединяет отнюдь не луговые степи, а в основном тополевники и ивняки.

Особенно поражают в книге названия синтаксонов. Мы уже писали выше о том, что видовым названием типично степного вида *Koeleria cristata* назван наиболее солончаковатый вариант лугов из кл. Halerpestes salsuginosa. Лугово-степной вид *Trifolium lupinaster* выбран в качестве названия варианта в классе солончаковых лугов (табл. 48), *Populus laurifolia* — ассоциации, относящейся к степному типу растительности (табл. 61), и т. д.

Западноевропейские геоботаники за послевоенные годы весьма существенно сузили объем ассоциаций и стали выделять большее их число. В результате этого, что очень важно, многие ассоциации имеют постоянные доминирующие виды.

Обратимся к работам польских и чешских геоботаников, в которых изучались наиболее географически близкие нам объекты. Например, осоковые заболоченные луга они объединяют в особый союз Magnocaricion, внутри которого Z. Denisiuk (1980) выделяет 12 ассоциаций, каждая из которых характеризуется доминированием одного определенного вида (*Carex acuta*, *C. vesicaria*, *C. disticha* и т. д.). Для большинства этих ассоциаций единственными характерными видами являются эти доминанты. В союзе Calthion E. Balátová-Tuláčkova (1979) выделяет для северо-западной Чехии 6 ассоциаций с доминированием *Filipendula ulmaria*. В каждой из этих ассоциаций имеется определенный содоминирующий вид: *Epilobium hirsutum*, *Geranium palutsre*, *Lysimachia vulgaris* и т. д. Для асс. Cirsietum rivulare характерно постоянное доминирование *Cirsium rivulare* (Tumidajowicz, 1971).

В выделенных западноевропейскими геоботаниками ассоциациях настоящих лугов хотя и нет постоянных доминирующих видов, что вполне понятно, все же имеется небольшая группа обильных видов, один из которых преобладает в конкретном синтаксоне: в асс. Molinietum coeruleae чаще всего доминирует *Molinia coerulea*, а иногда *Festuca rubra*, *F. ovina* или *Nardus stricta* (Zarzycki, 1958) и т. д.

Из этих примеров ясно, что и сторонники флористического метода классификации в настоящий момент широко используют доминирующие виды и привлекают их для выделения и характеристики синтаксонов.

Из таблиц, помещенных в монографии, невозможно понять, какие виды обильны в том или ином варианте. К тому же авторы приводят лишь верхний и нижний квартили обилия.

Обратимся к выделенным авторами типам растительности. На с. 103 они пишут: «классы сгруппированы в традиционные эколого-физиономические типы растительности, что обеспечивает их известную преемственность с работами исследователей, ранее изучавших растительность МНР и сопредельных стран». Традиционным для советской геоботаники является выделение типа растительности по преобладающей экобиоморфе (или набору экобиоморф) в господствующей синузии. Если бы авторы следовали данной традиции, то они непременно выделили бы в поймах рек МНР различные типы лесов, а также зарослей кустарников: мезофильных и ксеромезофильных с преобладанием видов рода *Salix*, ксеромезофильных с господством *Dasiphora fruticosa* и др. Даже негеоботанику ясно, что в поймах рек МНР растут леса и ивняки, не всегда разреженные, как пишут авторы монографии, а и сомкнутые, со своеобразным травяным покровом. Например, в пойме р. Тэсийн-Гол есть настоящие еловые (*Picea obovata*) леса, которые можно считать явлением уникальным для пустынно-степной Убсунурской котловины. В рецензируемой книге они «скрываются», по-видимому, в субасс. (!) Picea obovata+Caragana spinosa, относящейся к луговому кл. Thalictrum simplex. Часть ельников отнесена к высокогорьям: в высокогорном кл. Vaccinium имеется субасс. Picea obovata+Vaccinium vitis-idaea (о том, что эти сообщества являются лесами, свидетельствует наличие в них типично лесного вида *Vaccinium vitis-idaea*, не растущего в МНР вне лесов). Лиственничники (*Larix sibirica*) и часть тополевников (*Populus suaveolens*, *P. laurifolia*), очень характерные для пойм МНР, также отнесены к луговому кл. Thalictrum simplex, а тополевники из *Populus laurifolia* помещены в степной кл. Elymus secalinus (табл. 61). Особенно «не повезло» ивнякам, которые отнесены к разным типам растительности: от высокогорных психрофитных кобрезиевников до степей. Все приведенные примеры свидетельствуют о том, что авторы совсем не «традиционно» трактуют тип растительности и потому не могут в понимании лугового типа растительности, например, ссылаться на работы Т. А. Работнова,[3] так как к вполне четко определенному Работновым типу луговой растительности некоторые выделенные авторами синтаксоны не имеют никакого отношения. Объяснить, почему попали еловые, лиственничные и тополевые леса в луговой тип растительности, очень просто: в данных лесах растут *Thalictrum simplex*, *Vicia cracca*, *Poa pratensis*, являющиеся диагностическими для лугового кл. Thalictrum simplex. Из этого можно сделать вывод, что авторы монографии не проводили первичной сортировки описаний по эколого-физиономическому признаку (как это делали русские и делают советские геботаники и сторонники метода Браун-Бланке), а анализировали вместе и луговые, и лесные, и степные описания.

Что же касается «высокогорного типа растительности», который авторы монографии понимают «по З. В. Карамышевой и Д. Банзрагчу» (с. 105), то следует сказать, что в цитируемой ими работе (кстати, с неправильно указанным годом публикации: 1956 вместо 1976) речь идет о высокогорных ландшафтах, а не о типе растительности. Вряд ли следует разъяснять различие этих понятий.

К высокогорьям авторы монографии почему-то не отнесли кобрезиевники — характернейшие для высокогорий МНР психрофитные и криофитные луга. Очень искусственно, с нашей точки зрения, отнесение к высокогорьям кл. Juniperus pseudosabina с набором в основном типично степных видов (вероятно, основанием для этого было произрастание сообществ этого класса на высоте 2050 м над ур. м.).

Обращаясь к монографическому описанию пойменной растительности МНР, о которой, повторяем, почти нет никаких сведений в литературе, читатель естественно хотел бы получить реальное представление о растительности некоторых рек, узнать о закономерностях сложения растительных сообществ, преобладающих их типах и т. д. Однако извлечь эти данные из многочисленных таблиц и кратких комментариев к ним очень трудно. Например, работавшим в Архангайском аймаке МНР хорошо известно, что в пойме р. Урьд-Тамрын-Гол распространены разреженные леса из *Larix sibirica*, *Populus suaveolens*, густых кустарниковых зарослей из разных видов рода *Salix*, зарослей *Dasiphora fruticosa* и *Myricaria dahurica*. Согласно табл. 25, 26, 30—33, 37, 44, 48—50, 52, 53, 55, 59, 60, растительность поймы этой реки характеризуется двумя типами — луговым и степным. Мы уже отмечали, что леса и ивняки авторы отнесли или к луговому или к высокогорному типам растительности. Заросли *Dasiphora fruticosa* также рассматриваются как луговой тип растительности в ранге ассоциации (табл. 32, 33), а *Myricaria dahurica* вообще отсутствует во флористических списках характеризующих таблиц для поймы р. Урьд-Тамрын-Гол, хотя доподлинно известно ее участие в растительности пойм этого региона (Грубов, 1955 : 206). Когда читаешь обзор синтаксонов, невольно ловишь себя на мысли, что обсуждается не конкретная растительность пойм, а отвлеченные символы ее в виде табличных построений. Представления о растительности при этом не получаешь. Не выявляется при данном методе классификации и одна из наиболее характерных черт растительности пойм, особенно существенная в аридных районах, — динамичность, подвижность, сезонная флуктуация состава.

---

[3] Кстати, авторы почему-то не сочли нужным указать процитированные ими на с. 116 работы Т. А. Работнова (1959, 1975) в списке литературы.

Текст часто перегружен наукообразными фразами: «редукция характерной комбинации класса и насыщение видами из числа константных» (с. 139), «класс характеризуется свертыванием синтаксономического разнообразия» (с. 197) и т. д. Имеются и другие небрежности в оформлении работы: не нашли мы объяснения цифрам, помещенным в табл. 75 и 79; неправильно цитируется схема зонально-поясного расчленения растительности МНР, взятая из «Карты растительности МНР» (1979), и т. д.

Кратко резюмируем сказанное:

1. Выполненная работа не только не «является серьезным аргументом за переход советских фитоценологов на получившие международное распространение классификационные подходы флористико-социологического направления» (с. 7), а дискредитирует этот подход. Авторы совершенно не знакомы с практикой классификационной работы сторонников этого направления (в списке литературы нет ни одной такой работы). Изобретенная ими версия классификации растительности по Браун-Бланке ничего общего с таковой не имеет.

2. Авторы совершенно напрасно отказались от использования при классификации доминирующих видов, а также от учета экологических групп видов. Кстати, сочетание принципа доминирования с использованием экологических групп растений было рекомендовано и в «Резолюции III Всесоюзного совещания по классификации растительности» (Ленинград, 1971 г.), на которую постоянно ссылаются авторы монографии. Эта «Революция» цитируется авторами некорректно — в ней ничего не говорится о необходимости «опираться на флористико-социологическое направление в фитоценологии» (с. 7) (направление школы Браун-Бланке).

3. Мнение авторов о том, что табличная форма подачи материалов является наиболее удобной и что таблицы не нуждаются в комментариях, принципиально неверно. Авторы обязаны сами провести анализ таблиц и указать на основные выводы, вытекающие из них. Сводные таблицы конкретных описаний, приведенные в геоботанических работах, должны быть понятны, легко сопоставимы с другими материалами, тщательно составлены. Таблицы, опубликованные в рецензируемой монографии, не удовлетворяют этим требованиям.

4. Многие выделенные в монографии синтаксоны очень конгломеративны. По-видимому, причина этого лежит или в недостатках метода обработки описаний (отсутствии операции по первичной сортировке описаний на основе эколого-физиономических принципов и игнорировании доминирующих видов и групп экологически близких видов), или в недостатках сбора полевых материалов (в выборе площадок для описаний без учета сложной структуры растительного покрова пойм).

5. Вышла в свет, как пишут авторы, только первая часть работы, которая должна дать экологический и фитоценотический «фон» для последующих публикаций по продуктивности лугов, запасам фитомассы и т. д. По сути — настоящее издание является базисом, на котором будут строиться практические выводы, оценки, рекомендации. Однако экологическая неоднородность синтаксономических единиц, выделенных авторами, делает эти единицы мало пригодными для сравнительных целей и практического использования в сельскохозяйственной практике. Трудно их применить и для целей картографирования, при котором собственно и проверяются естественность классификационных единиц, их пространственная выраженность. Подтверждением этого могут служить картографические работы, выполненные авторами монографии. Легенды к созданным ими картам кормовых угодий госхозов построены по отвергаемому ими доминантному принципу (Миркин, Кашапов, 1980).

6. Публикацией монографии «Растительность речных пойм Монгольской Народной Республики» не решена основная задача, поставленная авторами, — «восполнить пробел в знаниях о растительности Монголии» (с. 5). Принятый в этой монографии метод классификации, игнорирующий достижения советской и зарубежной фитоценологии, не может быть рекомендован для широкого использования в геоботанической практике.

ЛИТЕРАТУРА

Грубов В. И. (1955). Конспект флоры Монгольской Народной Республики. Тр. Монг. комис., 67. — Карамышева З. В., Банзрагч Д. (1976). Растительность хребта Хан-Хухийн-Ула и Убсунурской впадины. В кн.: Структура и динамика основных экосистем МНР. Л., Наука. — Кашапов Р. Ш., Миркин Б. М., Гареева Л. М. (1980). (*Рец.*). *W. Hilbig*, *Z. Schamsran*. Beitrag zur Kenntnis der Vegetation in Chovd Aimak (Mongolische Volksrepublik). Бот. ж., 65, 3. — Миркин Б. М., Кашапов Р. Ш. (1980). Карта растительности. В кн.: Пустынные степи и северные пустыни Монгольской Народной Республики. Биолог. ресурсы и природн. условия МНР, 14. Л., Наука. — Balátová-Tuláčková E. (1979). Synökologische Verhältnisse der *Filipendula ülmaria*-Gesellschaften NW-Böhmens. Folia geobot. et phytotax., 14, 3. — Denisiuk Z. (1980). Łąki turzycowe Wielkopolski. Studia naturae, ser. A, 20. — Hilbig W., Schamsran Z. (1977). Beitrag zur Kenntnis der Vegetation in Chovd Aimak (Mongolische Volksrepublik). Arch. Natur., Landschafts. Berlin, 17, 1. — Jurko A. (1973). Multilaterale Differentiation als Gliederungsprinzip der Pflanzengesellschaften. Preslia, 45, 1. — Szata roslinna Polsk. (1972). 1. Warszawa. — Tumidajowicz D. (1971). Zespoły łākowe okolic Mogilan na Pogórza Wielickim. Fragm. Flor. et geobot., 17, 4. — Tüxen R. (1937). Die Pflanzengesellschaften Nord-Westdeutschland. Mitt. Flor.-Soziol. Arbeitsgemeinsch., 3. — Zarzycki K. (1958). Wazniejsze zespóły łąkowe doliny górnej Wisly a poziomy wód gruntowych. Acta Soc. Bot. Pol., 27, 3.

В. И. Василевич, Н. П. Гуричева, З. В. Карамышева, Е. П. Матвеева.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 2 VI 1981.

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 002.704.31 : 006.3 (47+57) 58(208)

В ПРИМОРСКОМ ОТДЕЛЕНИИ ВБО

V. P. SELEDETS. AT THE PRIMORSKY BRANCH OF THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY

Основная работа Приморского отделения (ПО) ВБО в 1980 г. была сосредоточена на обсуждении итоговых докладов ботаников Приморья. Продолжался прием новых членов ВБО: к концу 1980 г. ПО ВБО насчитывало 152 члена.

На общих собраниях ПО ВБО было заслушано 11 докладов. Теоретические основы планируемых на ближайшую перспективу комплексных исследований по проблеме рационального использования природных ресурсов Дальнего Востока были изложены **Б. В. Поярковым** в докладе «Современные проблемы рационального природопользования». Как отметил докладчик, одна из важнейших задач — разработка научных основ формирования природоохранных комплексов в Дальневосточном регионе, которые позволили бы сочетать использование природных ресурсов с необходимыми мерами по их охране при постоянном контроле за состоянием окружающей природной среды.

Доклад **О. Г. Кусакина** «Растительный мир шельфа дальневосточных морей» — краткое обобщение многолетних исследований автора, в результате которых был накоплен и теоретически осмыслен обширный материал по экологии и географии биоценозов литорали, разработано биогеографическое районирование морских акваторий советского Дальнего Востока.

И. П. Петухова в докладе «Эколого-физиологические основы интродукции древесно-кустарниковых растений на Дальнем Востоке» показала, как на основе анализа особенностей муссонного климата юга Дальнего Востока и специфики его воздействия на ход физиологических процессов в растениях была разработана и осуществлена оригинальная схема проведения интродукционных исследований. Большое внимание уделено выявлению исторически обусловленных адаптивных возможностей видов и географическим закономерностям изменения признаков. Основанием для этих выводов послужил многолетний опыт интродукции ореховых, березовых и кленовых в Ботаническом саду ДВНЦ АН СССР.

И. А. Бункина в докладе «Мучнисторосяные грибы советского Дальнего Востока» представила результаты критического пересмотра системы мучнисторосяных грибов, осуществленного в результате многолетних исследований. Эволюцию мучнисторосяных грибов она рассматривает в тесной связи с эволюцией цветковых растений. На Дальнем Востоке мучнистой росой поражаются 578 видов цветковых растений, особенно розоцветные. Результаты проведенного исследования экологии и биологии мучнисторосяных грибов имеют большое значение для практики сельского хозяйства.

Вопросам охраны растительного мира был посвящен доклад **И. А. Флягиной** «Рододендрон короткоплодный в Сихотэ-Алинском заповеднике». Рододендрон короткоплодный, более известный как рододендрон Фори, недавно был обнаружен на материковой части советского Дальнего Востока в Сихотэ-Алинском заповеднике, где он всесторонне изучается. Получены важные сведения о его распространении, эколого-биологических особенностях, фитоценотической приуроченности, разрабатываются научные основы охраны этого редкого вида.

Итоги многолетних исследований шляпочных грибов Дальнего Востока отражены в докладе **Л. Н. Васильевой** «Полезные макромицеты лесов Приморского края». Микофлора советского Дальнего Востока включает 975 видов шляпочных грибов. Они имеют большое значение для функционирования лесных экосистем и широко используются как пищевые растения, как микоризообразователи и т. д. В настоящее время достигнуты большие успехи в области морфолого-систематических, эколого-фитоценологических и ресурсоведческих исследований шляпочных грибов, в чем велик личный вклад Л. Н. Васильевой — одного из старейших дальневосточных ботаников, а также ее многочисленных учеников.

На совместном заседании ПО ВБО и Дальневосточного отделения Всесоюзного микробиологического общества был заслушан доклад **З. И. Гутниковой** «Значение систематики в фитовирусологических исследованиях». При изучении вирусов в качестве тест-растений применяются преимущественно виды травянистых растений. Созданная З. И. Гутниковой коллекция семян решением Вирусной комиссии при ВАСХНИЛ объявлена эталонной.

На общих собраниях ПО ВБО были заслушаны также доклады ботаников, приглашенных из Москвы и Киева. **А. И. Шретер** (ВИЛР, Москва) в докладе «Некоторые итоги и перспективы использования ЭВМ при поисках новых лекарственных растений» изложил новые методы изучения лекарственных растений. Поиск новых лекарственных растений — сложный, длительный, многоэтапный процесс, в котором определенную роль все еще играет случайность. Применение ЭВМ позволяет подвергать анализу обширную информацию и перевести поиск новых лекарственных средств растительного происхождения на строго научную основу. Работа включала ряд этапов: отбор сведений о лекарственных растениях флоры Дальнего Востока, составление возможно более полного списка признаков этих растений, кодирование имеющейся информации и ввод ее в память ЭВМ, проведение расчетов на ЭВМ и анализ полученных результатов.

В докладе «Научные основы создания ботанических экспозиций в музеях» **Д. Н. Доброчаева** (Научно-природоведческий музей АН УССР, Киев) осветила опыт работы Ботанического музея, функционирующего на правах отдела Института ботаники им Н. Г. Холодного АН УССР. В мире всего шесть ботанических музеев, два из них — в СССР (в Ленинграде и в Киеве). Коллекции киевского музея расположены по зонально-региональному принципу, экспозиция включает более ста витрин, площадь музея 1400 м². Опыт киевлян может найти применение и на Дальнем Востоке.

В 1980 г. ПО ВБО провел мемориальные чтения памяти В. Н. Сукачева. **А. Г. Крылов** зачитал доклад «Основные вехи творческого пути В. Н. Сукачева и влияние его идей на развитие дальневосточной ботаники». В докладе были освещены основные этапы творческого пути и некоторые малоизвестные страницы биографии В. Н. Сукачева. В докладе «Биогеоценологическое учение В. Н. Сукачева как основа стационарного комплексного изучения дальневосточных лесов» **А. П. Сапожников, Ю. И. Манько** и **В. А. Розенберг** показали роль учения В. Н. Сукачева в развитии лесоведения на Дальнем Востоке. Лесные стационары имеют здесь полувековую историю. Велико значение камчатского стационара для выявления влияния вулканической деятельности на формирование почвенно-растительного покрова, стационаров в Приморском крае — для изучения лесных биогеоценозов в специфических условиях муссонного климата. На этих стационарах велись многолетние исследования по широкой научной программе. Богатый опыт стационаров подтвердил исключительную плодотворность идей и методов В. Н. Сукачева.

Активно работали секции ПО ВБО. На заседаниях секции фикологии были заслушаны доклады **Н. В. Крыловой** о вирусных заболеваниях водорослей, **П. И. Лавина** о методах определения фотосинтетической активности и связи ее с продуктивностью водорослей, **В. Н. Мальцева** о значении микроскопической техники при исследовании ботанических объектов. На заседаниях секции интродукции растений и растительных ресурсов были заслушаны доклады **А. В. Гутник** «История создания и развития коллекций закрытого грунта Ботанического сада ДВНЦ АН СССР», **Г. С. Скворцовой** «Обменный фонд Ботанического сада ДВНЦ АН СССР и специфика работы семенной группы», **Д. Л. Врищ** «Культура орхидей в Советском Союзе».

Ботаники ПО ВБО приняли активное участие в подготовке и проведении 34 Комаровских чтений. **В. П. Верхолат** и **А. Г. Крылов** представили доклад «Анализ флоры дубовых лесов южного Сихотэ-Алиня», в котором изложили результаты анализа флоры дубовых лесов. Установлено преобладание маньчжурского, бореального и голарктического геоэлементов. Анализ геоэлементов позволяет решать вопросы истории и динамики растительного покрова. **В. А. Красилов** представил доклад «Орестовия и происхождение наземных растений». Докладчик исследовал одно из древнейших наземных растений — орестовию, которую прежде относили к бурым водорослям. Установлено, что орестовия в действительности является сосудистым растением, которое следует поместить в основание «ствола» высших растений. В докладе **Н. В. Верховской** «Растительность Чукотки во время казанцевского потепления (по палинологическим данным)» показано, что в пыльцевых спектрах плейстоцена и голоцена происходило увеличение содержания пыльцы древесных и кустарниковых пород в отложениях торфа, а также имело место расширение ареала кедрового стланика.

ПО ВБО приняло активное участие в подготовке и проведении VI сессии Дальневосточного регионального совета по проблеме «Биологические основы рационального использования, охраны и преобразования растительного мира», проходившей с 30 IX по 6 X 1980 в г. Южно-Сахалинске.

Работа ПО ВБО систематически освещается в местной печати: в 1980 г. было опубликовано пять статей в газете ДВНЦ АН СССР «Дальневосточный ученый».

В. П. Селедец.

Тихоокеанский институт географии
ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 2 III 1981.

О ПРОВЕДЕНИИ VII ДЕЛЕГАТСКОГО СЪЕЗДА ВБО

VII делегатский съезд Всесоюзного ботанического общества состоится в г. Донецке в мае 1983 г.

На съезде будут работать следующие секции:

1. Высшие растения — куратор Р. В. Камелин.
2. Низшие растения:
   а) Бриология и лихенология — И. И. Абрамов, О. Б. Блюм.
   б) Альгология — М. М. Голлербах, И. В. Макарова, Г. М. Мордвинцева.
   в) Микология — М. В. Горленко, М. А. Бондарцева, И. А. Дудка.
3. Геоботаника — В. С. Ипатов, Ю. Р. Шеляг-Сосонко.
4. Растительные ресурсы — П. Д. Соколов, Д. М. Гродзинский.
5. Морфология — М. Ф. Данилова, Е. Л. Кордюм.
6. Охрана — В. Н. Тихомиров, М. С. Боч, К. А. Малиновский, Т. Н. Попова.
7. Экологическая физиология — О. В. Заленский, О. А. Семихатова, А. М. Гродзинский.
8. Интродукция — Н. Е. Булыгин, Е. Н. Кондратюк.

Президиум ВБО планирует издать к съезду «Тезисы докладов», которые будут заслушаны на пленарных и секционных заседаниях. Члены ВБО могут представить тезисы докладов объемом до 2 стр. машинописи к 15 V 1982 г., направляя их в адрес Президиума ВБО. Оргкомитет оставляет за собой право отбирать для публикации тезисы, имеющие более широкий научный интерес. Публикация тезисов не означает участие в работе съезда: только делегаты, избранные отделениями Общества, смогут прочитать свои доклады на Съезде.

Оргкомитет.

УКРАИНСКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО
(УБО — филиал ВБО) в 1980 г.

V. S. TKACHENKO. THE UKRAINIAN BOTANICAL SOCIETY (UBS — THE BRANCH OF THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY) IN 1980

Согласно опубликованному и распространенному во всех секциях, отделениях и группах УБО плану работы УБО, в центральной (Киевской), организации работало 7 секций и проводились общие собрания. Состоялось два общих собрания, на которых были заслушаны доклады: о научном сотрудничестве украинских ботаников с зарубежными учеными (М. Г. Курдюк, Е. К. Остапенко, О. В. Овсянникова), о путях использования водорослей в народном хозяйстве (Л. А. Сиренко) и о некоторых вопросах происхождения и эволюции цветковых растений (А. Л. Лыпа).

Секция флоры и растительности провела 6 заседаний, на которых были заслушаны 15 научных докладов и сообщений об исследованиях флористических (Н. Н. Бортняк, Ю. А. Войтюк и др.), ботанико-географических (И. С. Ивченко, С. Н. Зиман и др.) и исторических (Н. А. Щекина, Ф. Н. Веклич, Д. А. Архангельский) особенностей отдельных регионов УССР и всей республики в целом. Во многих докладах были представлены сведения об экологических особенностях некоторых редких или исчезающих видов флоры УССР. Вопросам охраны ландшафтов и методике геоботанических исследований были посвящены доклады Т. Л. Андриенко, Е. И. Прядко, В. А. Каневского.

Секция микологии и фитопатологии провела 10 заседаний. Было заслушано 22 доклада и сообщения. Многие доклады были посвящены изучению распространения и биологическим особенностям грибов — возбудителей болезней культурных растений (И. А. Дудка, П. С. Корнейчук, Е. И. Тищенко и др.), но в большинстве из них освещались различные вопросы систематического состава различных таксономических групп грибов УССР или же отдельных регионов республики (И. А. Еланская, З. А. Курбатская, М. Ф. Смицкая и др.). Ряд докладов и сообщений касался проблем ценотической структуры гифомицетов (В. Н. Борисова) и мероприятий по борьбе с возбудителями грибковых поражений растений (Г. Н. Новикова, И. А. Еланская и др.).

Члены секции провели большую научно-популярную работу, в частности они организовали городскую выставку грибов, осуществили 19 выступлений по радио и телевидению, множество экскурсий и т. п.

На 4 заседаниях секции экологии и охраны растительности заслушано 8 докладов и сообщений. Обсуждались вопросы методологии экологических исследований, функциональных особенностей различных компонентов экосистем и экологические аспекты природопользования.

Члены секции совместно с Институтом ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР и сектором географии АН УССР провели юбилейное заседание, посвященное 80-летию со дня рождения крупного советского лесовода, эколога и почвоведа академика АН УССР П. С. Погребняка.

На 8 заседаниях секции альгологии заслушано 12 докладов, посвященных вопросам систематики, находкам новых видов водорослей, физиологии, биохимии и практическому применению водорослей в народном хозяйстве. М. М. Голлербах сделал обзор современных тенденций альгологической таксономии, номенклатуры и флористики.

На 5 заседаниях секции дендрологии и акклиматизации растений заслушано 6 докладов и сообщений преимущественно о принципах строительства ботанических садов, о семеноводстве и цветоводстве в условиях различных природных регионов республики.

Секция цитологии, эмбриологии и анатомии растений провела 7 заседаний. Заслушано 9 научных докладов и ряд информационных сообщений о состоявшихся совещаниях. Обсуждались преимущественно эмбриологические проблемы (гаметогенез, фертильность, биология оплодотворения у растений — доклады О. В. Овсянниковой, Т. А. Плющ, В. Г. Найденова и др.). Несколько докладов было посвящено вопросам фитоиммунологии (В. В. Шмыговская, К. В. Ильченко, С. П. Шпилевая и др.).

Члены секции совместно с Ялтинским отделением УБО организовали и провели

Всесоюзное совещание «Цитоэмбриологические и генетико-биохимические основы опыления и оплодотворения растений» (Ялта, октябрь 1980 г.).

На 6 заседаниях секции физиологии растений заслушано 7 научных докладов и сообщений (А. Д. Хоменко, И. Г. Шматько и др.). Часть докладов была посвящена теоретическим проблемам современной фитофизиологии. Члены секции участвовали в организации и работе ряда международных конгрессов и симпозиумов.

Всего на заседаниях секций и на общих собраниях Киевского отделения УБО было заслушано 83 научных доклада и сообщения.

Большую организационную, общественную и научную работу в различных отраслях ботанической науки осуществляли на местах областные отделения и группы УБО.

Харьковское отделение провело 9 заседаний, на которых было заслушано 18 научных докладов, а также ряд информационных сообщений о наиболее важных конференциях, изданиях, распоряжениях руководящих органов ВБО. В тематике докладов важное место занимали вопросы гидробиологии (Т. В. Догадина, В. Ф. Веретенникова, Л. Г. Мовчан и др.), фитоценологии (М. П. Кругов, В. П. Ткач), морфологии растений (Л. С. Картмазова, Н. К. Ижик и др.), а также прогнозирование изменений растительного покрова (М. С. Улановский и др.) и некоторые особенности высшей водной флоры водоемов (Г. А. Черная). Члены отделения участвовали в организации и проведении выездной сессии ботанических садов Украины и Молдавии (Харьков, май 1980 г.), а также провели торжественное заседание, посвященное 175-летию кафедры ботаники Харьковского государственного университета.

В Донецком отделении на 10 заседаниях заслушано 20 научных докладов и сообщений, тематика которых охватывала широкий круг вопросов региональных ботанических исследований в специфических условиях индустриальных ландшафтов. Перспективы таких исследований освещены в докладе Е. Н. Кондратюка. Значительная часть докладов объединяется природоохранной тематикой (Р. И. Бурда, А. И. Хархота, В. М. Остапко, Т. Т. Чуприна и др.), а также проблемами рекультивации шахтных отвалов (В. И. Бакланов, А. Е. Мазур и др.) и реакции растений на загрязненные среды (А. А. Игнатенко, И. И. Коршиков и др.). Во многих сообщениях рассказывалось о фитомелиоративных, кормовых, декоративных и других полезных свойствах растений местной флоры (А. И. Хархота, Л. Д. Ивашина и др.). Донецкое отделение участвовало в организации ряда совещаний, конференций и семинаров, а также проводило работу по пропаганде экологических знаний. Большинство совещаний, семинаров и конференций было посвящено проблемам промышленной ботаники, экологии и охраны окружающей среды. Члены отделения курируют постоянно действующие школы экологических знаний и передового опыта по биологической рекультивации породных отвалов.

Львовское отделение на 4 заседаниях заслушало 5 докладов. Обсуждались предварительные итоги исследований морфогенеза (И. М. Берко), анатомо-морфологического строения (М. В. Черевко, С. О. Гелемей) и других биологических особенностей растений. С. М. Стойко информировал членов отделения о приемах рекультивации техногенных ландшафтов в ГДР.

В Днепропетровском отделении на 9 заседаниях заслушано 10 докладов и сообщений. Тематика их касалась различных сторон развития теоретических основ степного лесоразведения (А. Л. Бельгард, Н. Н. Цветкова), вопросов рекультивации земель (А. П. Травлеев, М. Т. Масюк), оптимизации природной среды, охраны природы и рационального природопользования на Днепропетровщине (А. Г. Лындя, Н. К. Коваленко, Н. Г. Бадессен и др.). Отделение осуществило экскурсию на Присамарский стационар комплексной экспедиции Днепропетровского государственного университета, провело 4 совещания по различным вопросам изучения естественной флоры и растительности Днепропетровщины, а также по обмену опытом создания устойчивых лесонасаждений в степи.

В Лубенском отделении на 5 заседаниях заслушано 9 сообщений. Обсуждались фитоценотические, ресурсные и биохимические характеристики возделываемых и дикорастущих видов лекарственных растений (Т. И Деревинская, Д. А. Пакалн и др.), а также опыт введения в культуру и приемы возделывания лекарственных растений (А. П. Богарада, Н. И. Коломиец и др.). Несколько сообщений было посвящено впечатлениям о поездках в страны Южной и Юго-Восточной Азии. Члены отделения оказывали консультативную и практическую помощь школам по выращиванию лекарственных растений, предоставляли им посевной и посадочный материалы. С их участием в г. Лубны была организована районная выставка цветов. Прочитано 108 лекций и проведены экскурсии на опытные поля Украинской зональной станции ВИЛРа.

В Симферопольском отделении на 5 заседаниях заслушаны обзорные доклады на разные темы (охрана природы, растениеводство, агрохимия, селекция и др.). Члены отделения прочли около 150 лекций для населения, провели много экскурсий, опубликовали ряд научно-популярных статей.

В Каменец-Подольском отделении на 4 заседаниях заслушано 4 сообщения: обсуждались вопросы региональной охраны природы в Хмельницкой обл. (К. В. Чернилевский, И. С. Силка, С. И. Ковальчук и др.). Члены отделения участвовали в проведении конференции, посвященной 50-летию Каменец-Подольского ботанического сада (Каменец-Подольск, июнь 1980 г.).

В Ивано-Франковском отделении состоялось 5 заседаний, на которых обсуждались различные вопросы горного лесоводства в Карпатах (Я. Н. Слободян, П. Д. Маркив, Л. Л. Мольченко и др.), предварительные итоги изучения биокомпонентов лесных экосистем (П. А. Трибун, Р. И. Бродович и др.), а также состав флоры лекарственных и медоносных растений Карпат (Д. Я. Гладун, М. Е. Гайдукевич) и результаты по разработкам прикладного характера. Члены отделения проводили большую популяризаторскую работу среди населения.

В Ялтинском отделении состоялось 8 заседаний, на которых было заслушано 7 сообщений. Бóльшая часть их касалась вопросов охраны природы и заповедного дела в Крыму (А. А. Иващенко, И. В. Голубева, И. В. Крюкова и др.). Проведено 6 экскурсий для ученых зарубежных стран, организован семинар УБО на тему «Проблемы эволюционной морфологии и биохимии в систематике и филогении», осуществлялась большая работа в школах и пионерских лагерях.

В Черновицком отделении на 4 заседаниях заслушано 9 сообщений, посвященных физиологическим, биохимических и цитоэмбриологическим исследованиям культурных растений. Некоторые доклады касались региональных проблем охраны редких и исчезающих видов Буковины. Отделение осуществляло большую шефскую и популяризаторскую работу среди населения (организовало 5 выставок цветов на различных предприятиях г. Черновцы, школу юных ботаников при ботаническом саде Черновицкого государственного университета, консультации по озеленению дворов и цехов предприятий и т. п.).

В Полтавском отделении на 7 заседаниях заслушано 14 сообщений, посвященных вопросам фитофизиологии культурных растений, исследованию флористических особенностей Полтавщины, охране природы, изучению биологических свойств некоторых кормовых и декоративных растений, микологии и др. Члены отделения принимали активное участие в организации и проведении выставки цветов, выставки плакатов и фотографий на тему охраны природы, выставки-конкурса на тему «Слово в защиту ели» и др. Они оказали практическую помощь по созданию дендропарка в с. Огуевка Машевского р-на на Полтавщине.

В Ужгородском отделении на 6 заседаниях заслушано 11 докладов и сообщений. Основное внимание в тематике докладов уделялось вопросам охраны флоры Карпат (С. С. Фодор, В. И. Комендар) и физиолого-биохимическим особенностям винограда (Н. Д. Тверкина, Е. Н. Лакиза, П. И. Голинка). Некоторые сообщения были посвящены вопросам эмбриологии цветковых растений (В. Ю. Мандрик, М. М. Чубирко), интродукции (С. И. Зайцев) и защиты растений (О. С. Сидор). Члены Ужгородского отделения являются активными пропагандистами биологических знаний. Многие из них участвуют в выпуске телеальманаха «Шелковый цветок» областного телеклуба любителей природы, в работе научно-производственного объединения «Природа» и т. п.

Тростянецкое отделение провело 5 заседаний, на которых обсуждались сообщения о принципах и методах восстановления памятников садово-паркового искусства на Украине (М. Г. Курдюк, С. В. Товстоног, И. П. Перепадя и др.).

В Херсонском отделении на 3 заседаниях заслушано 11 докладов и сообщений. Обсуждались вопросы морфологии растений некоторых систематических групп (Л. С. Кириллова, Н. Р. Павлова), региональной охраны природы (О. Ю. Комарова, В. К. Рафальский), итоги фитоценологических, физиологических, фитопатологических и биологических исследований.

В Асканийской группе на 4 заседаниях заслушано 7 докладов. В большинстве докладов подводились итоги экспериментальных исследований по влиянию орошения, удобрения и различных режимов эксплуатации на состояние естественных и искусственных пастбищ и на динамику питательных веществ в почвах (В. С. Омельченко, Е. И. Неборак, С. С. Звегинцов и др.). Обсуждались также вопросы паркового строительства и пополнения коллекций ботанического парка в пос. Аскания-Нова (В. Д. Федоровский, Л. Н. Панова).

В Запорожской группе на 6 заседаниях заслушано 9 сообщений. Обсуждались итоги изучения биологических особенностей и биохимического состава лекарственного растительного сырья (Н. А. Колошина, А. Г. Николаева, А. С. Мишина и др.). Часть докладов касалась вопросов альгологии малых рек и искусственных водоемов, а также охраны природы. Запорожские ботаники оказывали методическую и практическую помощь школам и аптечным учреждениям, в преподавании ботаники в медицинских вузах республики, в пополнении гербарного фонда лекарственных растений медицинских училищ и школ.

В Севастопольской группе на 2 заседаниях заслушано 2 доклада, в которых были изложены материалы исследований фитопланктона и фитобентоса Черного и Средиземного морей. Под руководством членов группы были организованы две береговые и три морские экспедиции. Проводилась большая работа по популяризации ботанических и экологических знаний среди населения (прочитано 60 лекций, в газетах опубликовано 5 статей и заметок, регулярно работали альгологический и физиологический кружки городского клуба «Дельфин», и др.).

Тернопольская группа провела 9 заседаний, на которых, кроме организационных вопросов, было обсуждено 17 докладов и сообщений. Значительная часть их была посвящена изучению биологических особенностей лекарственных, тонизирующих, сапониноносных и других полезных растений Подолья, Ополья и Малого Полесья УССР, охране ботанических объектов, ценотической характеристике отдельных видов-доминантов, изучению морфологических особенностей семян и всходов растений природной флоры и др. Члены группы участвовали в организации и проведении республиканского совещания по вопросам охраны природы западных областей УССР (Тернополь, июнь 1980 г.).

Уманская группа провела 5 заседаний, на которых были обсуждены 8 сообщений об исследованиях в области лесоводства, ресурсоведения, фитофизиологии культурных растений и др.

Карпатская группа на одном заседании заслушала 3 сообщения по природоохранной тематике. Члены группы принимали активное участие в проведении районных выставок цветов и фотографий на тему охраны природы в Украинских Карпатах, осуществляли консультации и практическую помощь школьным лесничествам.

В Мелитопольской группе состоялось 9 заседаний, на которых были обсуждены 9 сообщений на различные темы, среди которых важное место занимали вопросы фитофизиологических основ формирования продуктивности садово-ягодных растений (П. А. Комарницкий, С. С. Сизов, Е. А. Казаков) и анатомо-морфологических особенностей ряда культурных растений (А. И. Черевко, С. М. Казаков).

В Нежинской группе состоялось 5 заседаний, заслушаны 5 сообщений. Обсуждались некоторые теоретические вопросы лесоведения (И. И. Гордиенко), итоги флористических и фитоценотических исследований (В. В. Курсон, К. А. Семенихина), экологические особенности некоторых групп грибов (И. М. Солдатова) и др. С участием членов Нежинской группы УБО были организованы и проведены городская конференция на тему «Охрана природы — всенародное дело» (Нежин, январь 1980 г.), а также республиканское совещание-семинар о природоохранном образовании студентов педагогических вузов (совместно с Министерством высшего образования УССР и Украинским обществом охраны природы — Нежин, ноябрь 1980 г.). Члены группы руководят народным университетом «Природа», курируют студенческий клуб «Охрана природы» и кружки юннатов.

В Криворожской группе на 7 заседаниях заслушано 10 сообщений. Рассматривались проблема типологии экотопов техногенных ландшафтов и их биоиндикации (И. А. Добровольский, Н. В. Гаевая, И. А. Комиссар и др.), предварительные итоги исследований по воздействию различных факторов на развитие винограда (Г. Г. Бень, И. А. Давыдов) и некоторые вопросы агрофитоценологии (Б. И. Шанда). Трудящимся и молодежи Криворожского бассейна члены группы неоднократно предоставляли практическую и консультативную помощь (встречи с учащимися, экскурсии и т. п.).

В Белоцерковской группе на 3 заседаниях заслушано несколько сообщений о предварительных итогах исследований прикладного характера. Члены группы провели около ста экскурсий для посетителей дендропарка «Александрия» и прочитали около 100 научно-популярных лекций для населения.

В Хомутовской группе на 4 заседаниях заслушано 5 сообщений, посвященных изучению ритмов развития травянистых растений Украинского государственного степного заповедника.

В Черкасской группе состоялось 9 заседаний, на которых обсуждались организационные вопросы и было заслушано 6 сообщений. В тематике сообщений преобладали вопросы изучения эколого-морфологических и анатомо-морфологических особенностей культурных, интродуцированных растений и видов местной флоры (И. А. Шутенко, А. Н. Моляка, З. С. Диденко). Сообщения по исследованиям в области хемотаксономии, спектрофотометрии растений и по некоторым вопросам альгологии представили И. Г. Дерий, А. А. Гычко, и Г. П. Олейник.

Одесское, Ворошиловградское и Житомирское отделения, а также Нижневоротская группа УБО не дали сведений о своей научной и общественной работе в 1980 г.

Структура Украинского ботанического общества в 1980 г. следующая: 17 отделений, 13 групп и 11 членов-коллективов. В составе УБО 1775 членов, бóльшая часть которых входит в состав Киевского отделения УБО (центральная организация — 504 члена УБО). В 1980 г. было принято 96 новых членов УБО, однако по различным причинам выбыло 93 члена. Таким образом, количественный состав УБО по сравнению с предыдущим годом изменился незначительно. Общество проводило работу по дальнейшему объединению ботаников Украины, в частности приняты меры по организации Сумского и Винницкого отделений УБО.

Повседневной работой общества руководил Президиум Совета УБО, заседавший в течение года 4 раза. На заседаниях обсуждали различные организационные (финансовые, издательские) вопросы, утверждали отчеты, планы и кандидатуры вступающих в состав УБО.

Заседание Совета УБО состоялось 4 марта 1980 г. в Киеве. На нем были рассмотрены некоторые организационные вопросы, утверждены отчеты о научно-организационной работе и ревизионной комиссии УБО, а также принята резолюция, в которой намечалась конкретная программа деятельности на ближайшее время.

В 1980 г. редакционная коллегия УБО (ответственный редактор К. М. Сытник, ответственный секретарь С. Н. Зиман) составила и сдала в печать сборник трудов семинара «Проблемы эволюционной морфологии и биохимии в систематике и филогении» (Ялта, январь 1980 г.). Был издан «План работы Украинского ботанического общества на 1980 г.» (изд. «Радянське Закарпаття», Ужгород, 1980 г., 36 с.). Проводится работа по подготовке очередного сборника работ членов УБО.

О деятельности УБО опубликованы следующие информационные материалы: «Украинское ботаническое общество (УБО — филиал ВБО) в 1979 г.» (Бот. ж., 65, 11, 1980, с. 1673—1677) и «Украинское ботаническое общество в 1979 году» (Укр. бот. ж., 37, 2, 1980, с. 94—97).

В 1980 г. члены общества продолжали работу по решению актуальных вопросов рационального использования природных ресурсов, растительного сырья, по исследованию научных основ современной ботаники. Все отделения и группы УБО уделяли большое внимание пропаганде общебиологических, экологических и ботанических знаний среди трудящихся республики, особенно среди молодежи (студентов, учащихся профтехучилищ и общеобразовательных школ). Члены УБО прочитали свыше 4 тыс. лекций, опубликовали более 250 научно-популярных статей в научно-популярных журналах и сборниках, заметок в газетах, брошюр, буклетов, листовок, плакатов; осуществили свыше 100 выступлений по местному и республиканскому радио и телевидению. Как отмечалось выше, члены УБО многих отделений и групп организовали кружки, клубы юных ботаников при различных учебных заведениях, проводили традиционные выставки цветов, осуществляли шефскую помощь различным учреждениям. Во многих городах УССР члены УБО представляют консультативную и практическую помощь школам, вузам и предприятиям по различным вопросам ботанических знаний (озеленение, разведение полезных растений, заготовка растительного сырья и др.).

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного,
Киев.

В. С. Ткаченко

Получено 20 I 1981.

ХРОНИКА

УДК 002.704.31 : (063) : 581.9

НАУЧНАЯ СЕССИЯ, ПОСВЯЩЕННАЯ 75-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ АКАДЕМИКА В. Б. СОЧАВЫ

I. YU. SUMERINA. SCIENTIFIC SESSION, DEDICATED TO THE 75TH ANNIVERSARY OF ACADEMICIAN V. B. SOCHAVA

13—14 января 1981 г. в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) проходили заседания Комиссии по классификации, районированию и картированию растительности ВБО совместно с ВГО и Лабораторией географии и картографии растительности БИН. Сессия была посвящена памяти академика Виктора Борисовича Сочавы (1905—1979), которому в июне 1980 г. должно было исполниться 75 лет. Крупнейший советский ботаник и географ, В. Б. внес большой вклад в развитие географической и ботанической наук. Ученики и последователи В. Б. и явились организаторами этой сессии.

Во время совещания демонстрировалась выставка основных опубликованных трудов В. Б. Сочавы и карт, составленных при его участии и под его редакцией.

На заседаниях присутствовало 130 человек, представляющих 23 научные организации из 8 городов страны (Москва, Ленинград, Минск, Иркутск, Новосибирск, Львов, Тбилиси, Алма-Ата). Заслушано 25 докладов по проблемам, над которыми работал В. Б. Сочава.

Во вступительном слове ученый секретарь ВБО **В. И. Василевич** рассказал о творческом пути В. Б. Сочавы, о значении его работ для географии и ботаники, подчеркнул его роль как организатора науки. В. Б. в течение 10 лет был ученым секретарем ВБО, создателем и руководителем Института географии Сибири и Дальнего Востока; им опубликовано более 400 трудов.

Большая часть докладов была посвящена проблемам геоботаники, ботанической географии и особенно геоботанического картографирования.

Т. И. Исаченко (БИН, Ленинград) в своем докладе рассказала о роли В. Б. Сочавы в развитии геоботанического картографирования. В. Б. был автором и редактором большого числа карт растительности мира, СССР и его регионов; он организовал и бессменно редактировал ежегодник «Геоботаническое картографирование», который в настоящее время является единственным специализированным изданием по тематическому картографированию. В. Б. внес большой вклад в разработку теории и методики геоботанического картографирования, обосновал самостоятельность этого раздела геоботаники, выдвинул географо-генетическую концепцию классификации растительности, на основе которой разработан регионально-типологический принцип построения легенд средне- и мелкомасштабных карт, ставший ведущим для советской картографической школы. Большое внимание В. Б. уделял отражению на картах динамических явлений растительного покрова, обогатив методику исследования системным подходом. В. Б. предложил разделение карт на универсальные и специализированные и всячески поддерживал расширение тематики специализированных карт. Обобщающая работа В. Б. Сочавы в области картографирования растительности — монография «Растительный покров на тематических картах» — не успела выйти в свет при жизни автора.

О значении деятельности В. Б. Сочавы в становлении советского тундроведения рассказала **В. Д. Александрова** (БИН, Ленинград). Во Всесоюзном институте оленеводства в 30-е годы В. Б. начал работы по инвентаризации оленьих пастбищ, проводил стационарные исследования продуктивности, кормовой ценности и химического состава растений; организовал издание журнала «Советское оленеводство», где освещались теоретические вопросы тундроведения. Впоследствии он читал курс тундроведения в ЛГУ. В целом В. Б. написал 37 работ, посвященных теоретическим вопросам тундроведения, в которых сформулировал понятие тундрового типа растительности; первый поставил вопрос о выделении тундроведения в самостоятельный раздел геоботаники подобно, например, лесоведению; ввел понятие инкумбации и декумбации ярусов. Высказанные им идеи о причинах безлесия тундр, о генезисе пятнистых тундр, о значимости южной границы арктических тундр и т. д. были подтверждены спустя много лет другими исследователями.

Е. М. Лавренко (БИН, Ленинград) в своем докладе «О несоответствии классификации Браун-Бланке современным представлениям об экосистемах» показал, что применение только флористических признаков, свойственное этой классификации растительности, не позволяет использовать ее в картографии. При классификации растительности, как и при составлении легенды карты, необходимо в дополнение к флористическому составу сообществ учитывать экобиоморфы основных видов как типы адаптации растений к среде обитания, структуру сообществ, а также их продуктивность. Такой подход приближает к пониманию растительности как основного компонента экосистемы.

С. А. Грибова (БИН, Ленинград) познакомила собравшихся с новым опытом сотрудничества ученых европейских стран при создании «Карты растительности Европы», которая будет играть важную роль при решении многих экологических проблем на континенте. Координирующим центром этой работы является Ботанический институт АН ЧССР в Праге, а для европейской части СССР — БИН АН СССР. Советские ученые утверждены кураторами разделов по тундровой, бореальной и степной растительности. В ЧССР состоялось уже 3 рабочих совещания, на них была принята общая концепция карты, в которой доминируют принципы советской ботанико-картографической школы.

З. В. Карамышева (БИН, Ленинград) выступила с сообщением о новой карте растительности МНР м. 1 : 1 500 000, изданной в 1979 г. совместно с монгольскими учеными. Это первая среднемасштабная универсальная геоботаническая карта Монголии, где растительность показана с большой степенью подробности, она составлена на основе материалов А. А. Юнатова, дополненных новыми данными, собранными в 70-е годы Совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедицией АН СССР и АН МНР. На карте отчетливо выявляются ботанико-географические закономерности, свойственные этой территории; легенда к ней содержит около 100 номеров, а вместе с внемасштабными знаками и буквенными индексами — более 200 подразделений. Карта дополнена шестью врезками: климатической гипсометрической, почвенной, зонально-поясных закономерностей, ареалов ряда растений, схемой основных использованных материалов.

Т. В. Котова (МГУ, Москва) доложила о программе серии ботанических карт для вузов, впервые создаваемой в СССР. Она предполагает составление 14 настенных карт, воплощающих 5 сюжетов, тематика которых соответствует программам ботанических курсов, читаемых в вузах. Основная роль отводится универсальным геоботаническим картам мира, материков, СССР и отдельных регионов нашей страны. Кроме того, в серию входят также специализированные (прикладные) ботанические карты М. 1 : 4 000 000, характеризующие растительные ресурсы СССР. К работе над серией карт для вузов привлечены ведущие ученые специалисты институтов АН СССР, университетов и производственных организаций. Подготовлен авторский макет карты растительности европейской части СССР М. 1 : 2 000 000 и завершается работа над картой растительности СССР М. 1 : 4 000 000.

Т. К. Юрковская (БИН, Ленинград) сделала доклад «Региональные особенности болот севера европейской части СССР в связи с проблемой мелкомасштабного картографирования». Растительность болот рассматривается ею как органическая составная часть растительного покрова соответствующих регионов. Типы болотных массивов объединены в региональные группы, которые отражают меридиональное расчленение растительного покрова. Установлены связи между региональными типами болотных массивов и зональными и подзональными категориями растительного покрова.

В докладе **И. С. Ильиной** (ЛГУ, Ленинград) были изложены теоретические и методические вопросы применения регионального анализа растительности Западно-Сибирской равнины как этапа геоботанического районирования этой территории, который позволяет с помощью системного подхода обосновать целостность и внутреннее единство региона. Структура и динамика, т. е. характер связей и отношений между элементами системы, степень устойчивости и динамические тенденции изучались в пределах геоботанического округа.

Несколько докладов было посвящено вопросам крупномасштабного картографирования растительности.

А. В. Куминова (Центрально-Сибирский ботанический сад (ЦСБС), Новосибирск) в докладе «Закономерности растительного покрова Тувы на картах разного масштаба» подчеркнула достоинства крупномасштабных обобщенных карт растительности, позволяющих отразить как зональность и поясность растительности, так и влияние гидрографической сети, рельефа, экспозиции склонов, степень хозяйственного освоения и т. д. Эти карты целесообразно составлять на ограниченные территории — природные регионы или административные районы.

Е. Г. Лапшина (ЦСБС, Новосибирск) доложила о структуре растительного покрова средней тайги Обь-Иртышского междуречья, изучавшейся с помощью обобщенных крупномасштабных карт (М. 1 : 300 000) на нескольких ключевых участках, которые были заложены вдоль трассы Тюмень—Сургут. Полученные материалы подтвердили подзональные рубежи, намеченные В. Б. Сочавой. Докладчик перечислила задачи, которые ставят перед собой сибирские геоботаники: развитие сети крупномасштабных ключевых участков в качестве эталонов для дешифрирования растительности; повторное (через 25—30 лет) картирование этих участков в связи с циклами увлажнения; составление региональных карт для производственных нужд; составление серии тематических карт на «сибирское нечерноземье».

В докладе **В. Г. Волковой** (Институт географии Сибири и Дальнего Востока СО АН СССР (ИГСиДВ), Иркутск) анализировались процессы восстановления степных фитоценозов Хакасии. Эти исследования актуальны в связи с сокращением пространств, занятых коренной растительностью. Наблюдение за восстановлением залежных участков ведется в течение 10 лет на базе Новониколаевского стационара ИГСиДВ; стадии восстановления рассматриваются как переменные состояния, составляющие вместе с коренной ассоциацией эпиассоциацию. Крупномасштабное картографирование современной растительности через каждые 2 года одновременно с проведением количественных стационарных наблюдений позволило глубже понять закономерности процесса восстановления и оценить роль различных факторов, ускоряющих или замедляющих его.

Ю. Н. Нешатаев (ЛГУ, Ленинград) сделал доклад «Классификация, картирование и районирование растительности восточного побережья Камчатки (Кроноцкий заповедник)». Демонстрировалась геоботаническая карта заповедника. Выделение ассоциаций и их классификация проведены с использованием статистических методов. На территории заповедника выделено 18 типов растительности (240 ассоциаций).

Вопросам анализа вертикальной поясности в горах были посвящены доклады **Г. Н. Огуреевой** (МГУ, Москва) и **Г. М. Ладыгиной** (БИН, Ленинград).

Первый доклад «О типах поясности гор Южной Сибири» познакомил слушателей с классификацией систем высотных поясов этого региона. Она разработана в связи с составлением обзорной карты зонально-поясного расчленения растительного покрова, подготавливающейся в серии карт природы для высшей школы. Системы высотных поясов гор Южной Сибири автор относит к двум классам типов поясности: бореальному и аридному, в них выделяются группы типов поясности.

Во втором докладе «О типах поясности в горах Средней Азии» подчеркнуто значение зонального положения и региональных особенностей территории для определения места растительности гор в растительном покрове Земли. Горы Средней Азии, расположенные в зоне пустынь, рассматриваются в системе Азиатского пустынного класса типов поясности. Для них выделены группы типов и типы поясности.

И. Г. Горяинова, Е. Г. Мяло, Н. П. Никитенко (МГУ, Москва) представили доклад на тему «Об использовании космических снимков при составлении мелкомасштабных карт растительности». Было проведено сравнение снимков из космоса М. 1 : 1 000 000 на территорию Подуральского плато и Прикаспийской низменности с тематическими картами той же территории (почвенной, засоленности и т. д.) и полевыми материалами докладчиков. Установлено, что непосредственно по снимкам дешифрируются солончаки, пески, выходы пород, гидрофильная растительность, участки антропогенного воздействия. Авторы предлагают использовать космические снимки как дополнительные материалы к полевым наземным исследованиям.

Группа докладов касалась вопросов прикладного картографирования.

А. В. Белов (ИГСиДВ, Иркутск) в своем докладе «Некоторые перспективы геоботанического картографирования и прогнозирования в Сибири» сообщил, что этап обзорного научно-справочного картографирования для Сибири закончен; создан авторский макет «Карты растительности Азиатской России» М. 1 : 4 000 000, изданы или издаются несколько карт отдельных регионов. Составляются среднемасштабные карты на территорию новых территориально-промышленных комплексов (Чарская котловина, Северное Прибайкалье и др.). В связи с возрастающим антропогенным воздействием на растительный покров задачей сегодняшнего дня является геоботанический прогноз. Конечная его цель — создание прогнозно-рекомендательных карт, позволяющих предусмотреть результат хозяйственного освоения и структуру будущей растительности.

В докладе **И. Д. Юркевича** и **Д. С. Голода** (Институт ботаники АН БССР, Минск) сообщалось о применении геоботанических карт Белоруссии в народном хозяйстве. Работая в содружестве с производственными организациями и по их заказу, белорусские геоботаники создают специализированные геоботанические карты: а) районов мелиоративного строительства (бассейны рек Западной Двины, Сожа, Припяти, оз. Нарочь); б) крупных проектов землеустройства; в) оценки небольших территорий по агрохимическим и гидрологическим условиям; г) оценки природных условий на районы очагов определенных заболеваний; д) оценки региона по формированию поверхностного стока. Ведутся исследования по использованию ЭВМ для получения информации с карты.

Н. Н. Лавренко (ИГСиДВ, Иркутск) в докладе «Картографирование растительного покрова для целей охраны и рационального использования растительных ресурсов в зоне БАМ» показала еще одну возможность прочтения универсальной геоботанической карты. На основе анализа предварительно составленной под руководством В. Б. Сочавы геоботанической карты зоны БАМа автор составила карту ландшафтно-защитных и ресурсных свойств растительного покрова и провела оценку сообществ по этим свойствам.

Все утреннее заседание 14 января было отдано выступлениям физико-географов, обсуждавших вопросы, тесно связанные с тематикой исследований В. Б. Сочавы.

Оно открылось докладом **А. Г. Исаченко** (ЛГУ, Ленинград), раскрывающим основные понятия учения о геосистемах.

В докладе **В. А. Снытко** и **Ю. М. Семенова** (ИГСиДВ, Иркутск) «Опыт сопряженного картирования геомеров и геохор» на примере степных геосистем Онон-Аргунской степи рассматривались принципы и методы показа на карте геомеров и геохор различных уровней.

А. А. Крауклис (ИГСиДВ, Иркутск) сообщил об изучении динамики в связи с ландшафтным картографированием юга Восточной Сибири.

Принципам и методам составления среднемасштабных ландшафтных карт, в частности вопросам трансформации географических материалов при картировании, был посвящен доклад **К. И. Геренчука** и **С. И. Кукурудзы** (ЛГУ, Львов).

И. А. Хлебович (стационар ИГСиДВ, Шушенское) в докладе «Стационарные и региональные исследования в разработке географических прогнозов» познакомил с методикой поставленного на стационаре многолетнего эксперимента по возвращению экстремальной (нарушенной) системы к своему первоначальному состоянию; целью его является составление прогнозной карты на соответствующий регион.

Н. Л. Беручашвили (ТГУ, Тбилиси) доложил о новом аэровизуально-десантном методе изучения динамики геосистем крупных природно-территориальных комплексов на примере Кавказского полигона.

Последним был доклад **Н. А. Гвоздецкого** об итогах межвузовских исследований по физико-географическому и прикладному природному районированию СССР для сельского хозяйства.

Закрывая работу сессии, член Президиума ВГО А. Г. Исаченко отметил большой интерес, который сессия вызвала среди ученых, собравшихся из всех крупных научных географических и геоботанических центров страны. Большинство выступлений отличалось новизной материалов и сопровождалось интересными картами. В целом сессия показала огромное влияние идей В. Б. Сочавы, их популярность среди ученых различных направлений.

И. Ю. Сумерина.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 23 III 1981.

УКАЗАТЕЛЬ ТОМА 66 (1981 г.)

Обзорные статьи

	№	Стр.
Гамалей Ю. В. Структура и развитие клеток флоэмы. I. Ситовидные элементы	8	1081
Гамалей Ю. В. Структура и развитие клеток флоэмы. II. Паренхимные элементы	9	1233
Дыренков С. А. Тайга Аляски и ее исследование	11	1521
Лавренко Е. М. О растительности плейстоценовых перигляциальных степей СССР	3	313
Наумов А. В. Дыхание корневых систем	8	1099
Тюрина М. М. Исследования Н. А. Максимова и современные направления физиологии морозостойкости растений	6	777
Школьник М. Я. Физиологические причины тератологических изменений у растений	2	153

Оригинальные статьи

	№	Стр.
Агапова Н. Д. Сравнительно-кариологическое исследование некоторых лютиков европейской части СССР	4	483
Александрова В. Д. Открытые растительные группировки полярной пустыни острова Земля Александры (Земля Франца-Иосифа) и их классификация	5	636
Андреев М. П. Лишайники родов *Cladina* и *Cladonia* Анюйского нагорья	1	31
Антонова В. И. Структура популяций *Empetrum nigrum* s. str. (*Empetraceae*) в борах северной тайги	9	1254
Баранова М. А. О латероцитном типе устьичного аппарата у цветковых	2	179
Баранова М. В. Эколого-морфологические особенности подземных органов у представителей рода *Fritillaria* (*Liliaceae*)	10	1369
Баранова М. В., Захарьева О. И. О таксономическом ранге *Korolkowia* (*Liliaceae*) (морфология, онтогенез, кариотип)	2	197
Батыгина Т. Б., Бутенко Р. Г. Морфогенетические потенции зародыша покрытосемянных растений (на примере представителей рода *Peonia* сем. *Peoniaceae*)	11	1531
Батыгина Т. Б., Шамров И. И. Эмбриология нимфейных и лотосовых. I. Развитие пыльника	12	1696
Бутник А. А. Карпологическая характеристика представителей сем. *Chenopodiaceae*	10	1433
Василевич В. И., Сырокомская И. В. Опыт флористической классификации суходольных лугов Северо-Запада европейской части СССР	10	1399
Васильев Б. Р., Гольцова Н. И., Колодяжный С. Ф. Некоторые закономерности строения годичного вегетативного побега *Lirodendron tulipifera* (*Magnoliaceae*). Связь между анатомическими признаками метамеров закончившего рост побега	8	1146
Васильченко Т. И. Большой жизненный цикл *Daphne cneorum* (*Thymelaceae*) в условиях пастбищного и заповедного режимов	9	1266
Васильченко Т. И. Ценопопуляции *Daphne cneorum* (*Thymelaceae*) в условиях пастбищного и заповедного режимов	11	1561
Воронина Р. А. Сравнительный анализ стелярных структур в корневых и побеговых системах у некоторых видов рода *Lycopodium* s. l. (*Lycopodiaceae*)	7	967
Глотов Н. В., Семериков Л. Ф., Казанцев В. С., Шутилов В. А. Популяционная структура *Quercus robur* (*Fagaceae*) на Кавказе	10	1407
Гудошников С. В. О происхождении черневой тайги Южной Сибири	3	341

Данилова М. Ф., Телепова М. Н. Дифференциация ситовидных элементов прото- и метафлоэмы в корне *Hordeum vulgare* (*Poaceae*) . . . 2 169
Демьянова Е. И. К изучению гинодиэции в роде *Dianthus* (*Caryophyllaceae*) . . . 1 65
Дорофеев П. И. К систематике третичных *Marsileaceae* . . . 6 792
Завадская И. Г., Антропова Т. А. Влияние обезвоживания листьев некоторых сельскохозяйственных растений на теплоустойчивость клеток и содержание хлорофилла . . . 1 42
Заленский О. В., Глаголева Т. А., Некучаева Е. В. Метаболизм углерода у некоторых пустынных растений с суккулентными ассимиляционными побегами . . . 5 625
Караева Н. И. Исследование диатомей Каспийского моря в сканирующем электронном микроскопе. II. Роды *Epithemia*, *Rhopalodia* . . . 4 515
Карманов В. Г., Одуманова-Дунаева Г. А. О роли фотосинтеза в прерывании светом темновых процессов фотопериодической реакции растений . . . 5 674
Карманов В. Г., Одуманова-Дунаева Г. А., Соловьев Е. В. Сопряженные изменения фотосинтеза, водного и теплового режимов растений в зависимости от факторов внешней среды . . . 4 502
Кашина Т. К., Данилова М. Ф., Мошков Б. С. Ультраструктура хлоропластов листьев *Perilla ocymoides* (*Lamiaceae*) и фотопериодическая реакция цветения . . . 12 1685
Кожевников Ю. П. К систематике, биологии и экологии представителей бобовых *Fabaceae* на юго-востоке гор Бырранга (Таймыр). I . . . 11 1549
Кожевников Ю. П. К систематике, биологии и экологии представителей бобовых (*Fabaceae*) на юго-востоке гор Бырранга (Таймыр). II . . . 12 1730
Кондратьева Н. В. О недопустимости подчинения номенклатуры синезеленых водорослей (*Cyanophyta*) действию международного кодекса номенклатуры бактерий . . . 2 215
Кислюк П. М., Васьковский М. Д. Реакция растений арктической тундры на повышение температуры в экспериментальных условиях . . . 12 1710
Куваев В. Б., Лазарев А. М. Флора бассейна озера Северное на юго-западе гор Путорана (север Средней Сибири) . . . 7 943
Кузяхметов Г. Г. Анализ горизонтальной неоднородности альгосинузий, связей с нанорельефом . . . 6 815
Куприянова Л. А. Палинологические данные о семействе *Chloranthaceae*, его родственных связях и истории расселения . . . 1 3
Лархер В. Цели, методы и результаты фитоэкологических исследований в горных экосистемах Тирольских Альп . . . 8 1114
Лынов Ю. С. Структура вегетационного периода в среднегорье и высокогорье Западного Тянь-Шаня . . . 6 802
Мазуренко М. Т. Онтоморфогенез *Ledum palustre* (*Fabaceae*) в Магаданской области . . . 7 976
Мартыненко В. А., Шмидт В. М. Биометрическое сравнение бореальных конкретных флор Коми АССР . . . 3 353
Наумова Т. Н. К эмбриологии представителей семейства *Buxaceae* . . . 8 1135
Невкрытая Н. В., Анцгеев В. С., Беляева Р. Г., Никифоров Ю. Л. Изучение мутантных пистиллоидных растений мака . . . 6 826
Никитичева З. И., Яковлев М. С., Плющ Т. А. Развитие семяпочки, зародышевого мешка, зародыша и эндосперма у некоторых видов рода *Peperomia* (*Piperaceae*) . . . 10 1388
Николаев Е. В. Род *Fraxinus* (*Oleaceae*) во флоре СССР . . . 10 1419
Николаев Е. В. Род *Fraxinus* (*Oleaceae*) во флоре Средней Азии и Казахстана . . . 4 519
Павлова Г. Г. Применение эколого-фитоценотических признаков при классификации ежовых суходольных лугов . . . 11 1570
Петровский В. В., Заславская (Королева) Т. М. К флоре правобережья реки Колымы близ ее устья . . . 5 662
Пробатова Н. С., Буч Т. Г. *Hydrilla verticillata* (*Hydrocharitaceae*) на советском Дальнем Востоке . . . 2 208
Пименов М. Г., Клюйков Е. В. Материалы к систематике *Korshinskaya*, *Physospermum*, *Astomatopsis* и близких родов *Umbelliferae—Smyrnieae* s. str . . . 4 465
Пименов М. Г., Клюйков Е. В., Терехин А. Т., Девяткова Г. Н. Разграничение родов геофильных зонтичных Средней Азии с помощью методов многомерной статистики . . . 3 328
Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Хромосомные числа некоторых видов водной и прибрежной флоры Приамурья в связи с особенностями ее формирования . . . 11 1584
Резникова С. А., Виллемсе М. Т. М. Формирование спорополлениносодержащих структур в пыльниках лилии . . . 8 1155
Родин Л. Е. Пирогенный фактор и растительность аридной зоны . . . 12 1673

Сагателян А. А. Географический анализ флоры Мегринского района Армянской ССР	5	650
Сандина И. Б. Структурные особенности побега и цветка *Solanaceae* с точки зрения закономерностей работы апикальных меристем	1	16
Свешникова И. Н. Новый ископаемый род *Sciadopityoides* (*Pinipsida*)	12	1721
Свешникова Л. И., Гриф В. Г. Использование методов выявления гетерохроматиновых сегментов в сравнительной кариологии растений	4	494
Сокол А. П. Экологические шкалы болотных растений (болота северо-восточной части Печоро-Илычского заповедника)	2	227
Сурова Т. Д. Развитие спор папоротника *Anemia phyllitidis* (*Schizaeceae*). Мембранные контакты в процессе формирования экзины	3	371
Терехин Э. С., Кравцова Т. И., Василевская В. К. О систематическом значении некоторых особенностей строения и биологии побегов заразиховых (*Orobanchaceae*)	7	929
Федотов В. В. О флоре Райчихи из эоцена Амурской области	2	187
Черник В. В. Псевдомономерия гинецея представителей ильмовых и каркасовых	7	958
Шаландина В. Т. Основные этапы истории растительного покрова Закамской лесостепи Татарии в голоцене	1	52
Шилова Н. В. О формировании почек у некоторых видов рода *Rhododendron* (*Ericaceae*) в тундрах Чукотки и Камчатки	9	1245

Сообщения

Амченков Ю. Л. Эколого-флористические особенности крутых южных склонов гор юго-востока Читинской области	8	1175
Антропова Г. Л. Онтогенез *Dryas grandis* (*Rosaceae*)	6	872
Астрологова Л. Е. Биологическая продуктивность фитоценозов на разных стадиях восстановления сосняка черничного	7	1001
Ахтямов М. Х., Уразметов Р. В. Эколого-флористическая классификация растительности Еврейской автономной области	5	720
Басаргин Д. Д. К вопросу о внутривидовой дифференциации *Euphorbia discolor* (*Euphorbiaceae*)	3	428
Белостоков Г. П. Возрастные фазы в морфогенезе подроста древесных растений	1	86
Белостоков Г. П. Некоторые данные к изучению строения корневых систем однолетних сеянцев древесных растений	3	392
Березенко Н. П. Прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок в тканях пестика некоторых сортов вишни	5	735
Берман Д. И., Брюханов В. А., Гельман В. Г., Короткова Е. И. Пространственное размещение и взаимоотношения двух доминантов растительного покрова реликтовой степи северо-восточной Якутии	4	556
Биль К. Я., Медянников В. М. Ультраструктура таллома и передвижение продуктов фотосинтеза в морской бурой водоросли *Sargassum pallidum* (*Sargassaceae*)	5	725
Бойков Т. Г. Ритмы развития степных растений сообществ юго-западного Забайкалья	5	714
Бреслина И. П. Материалы к экологии приморских видов высших растений Кандалакшского залива Белого моря	6	843
Бурыгин В. А., Давлетшина М. Н. К систематике рода *Alhagi* (*Fabaceae*)	10	1482
Буч Т. Г., Швыдкая В. Д. Новые и редкие адвентивные виды флоры Приморского края	12	1758
Василевская В. К., Бутник А. А. Типы анатомического строения листьев двудольных (к методике анатомического описания)	7	992
Вахтина Л. И., Кудряшова Г. Л. Цитотаксономическое исследование некоторых видов *Allium* секции *Oreiprason* подрода *Rhizirideum* (*Liliaceae*)	5	695
Веремьева С. С. Некоторые морфометрические особенности ювенильных растений *Picea abies* (*Pinaceae*) под пологом ели и березы	6	865
Водопьянова Н. С., Крогулевич Р. Е. О видах рода *Ranunculus* (*Ranunculaceae*) из Средней Сибири	10	1484
Вознесенская Е. В. Развитие хлоропластов в хлоренхиме *Haloxylon persicum* (*Chenopodiaceae*)	1	98
Воробьева Н. С. Особенности роста зародышей двух видов рода *Fraxinus* (*Oleaceae*) в связи с покоем семян	12	1751
Воронина Р. А. Строение стелы в корневых системах у некоторых видов плаунов	12	1763
Врищ Д. Л. Сады и парки КНДР	7	1021
Габараева Н. И. Влияние N-нитрозосоединений на ранние стадии морфогенеза проростков *Cucurbita pepo* и *Helianthus annuus*	2	267
Гуленкова М. А. Структура узла и ход пучков листового следа у разновозрастных особей *Orobus vernus* (*Fabaceae*)	7	1014

Дариев А. С., Культиасова Е. Б. Признаки строения листа хлопчатника, обусловливающие его устойчивость к паутинному клещику и хлопковой тле	8	1205
Демьянов В. А. О теплотворной способности органического материала древесных пород Западной Сибири	2	234
Еремин В. М. Анатомия коры видов рода *Larix* (*Pinaceae*) Советского Союза	11	1595
Жилкина И. Н., Герась А. С. Особенности движения синезеленых водорослей	7	1006
Жукова А. Л. Печеночные мхи среди лишайников плато Тулай-Киряка (северо-восточный Таймыр)	5	684
Ивченко И. С. О *Quercus polycarpa* (*Fagaceae*) в связи с его новыми местонахождениями на западе Украинской ССР	10	1476
Илометс М. А. Прирост и продуктивность сфагнового покрова в юго-западной Эстонии	2	279
Камелина О. П. К эмбриологии мало изученных таксонов. I. Некоторые данные по эмбриологии семейства *Eupomatiaceae*	6	854
Каримов Х. Х., Николаева М. И., Сталинская С. В. Содержание и синтез нуклеиновых кислот и белков в почках возобновления *Eremurus hissaricus* (*Liliaceae*) в связи с состоянием покоя	5	850
Касинов В. Б. Влияние преждевременного удаления дочерних особей на продолжительность жизни материнской особи *Lemna minor* (*Lemnaceae*)	11	1606
Кислюк И. М. Теплоустойчивость фотосинтеза и движения протоплазмы в листьях огурца и дыни	4	531
Ковалева А. Ф., Черевко А. И. О наличии проводящих пучков в сердцевине побегов яблони сорта Голден делишес	7	878
Конечная Г. Ю. Карполого-анатомические признаки видов рода *Senecio* s. l. (*Asteraceae*) в связи с их систематикой	6	834
Конечная Г. Ю. Род *Senecio* (*Asteraceae*) в европейской части СССР. II. Система рода	11	1613
Косицин А. В., Игошина Т. И. О сходстве металлоферментных свойств карбоангидразы однодольных и двудольных растений	8	1181
Костина В. А. Новое местонахождение *Cochlearia officinalis* (*Brassicaceae*) на Кольском полуострове	4	559
Краснов Н. А. Из истории изучения флоры и растительности Волжско-Камского государственного заповедника (к 20-летию основания)	9	1315
Крупникова Т. А., Смирнов Ю. С. Содержание фенольных соединений в растениях в зависимости от снабжения бором	4	536
Ландсберг Г. С. Анатомо-морфологическое строение перикарпа *Phoenix* (*Asteraceae*)	3	388
Левковский В. П., Тихменев Е. А., Левковский Е. П. Клейстогамия арктических злаков	1	116
Макарова И. В. Новые данные о морфологии панциря и местонахождении *Thalassiosira confusa* (*Bacillariophyta*)	2	278
Макарова И. В. О таксономии и морфологии *Thalassiosira anguste-lineata* (*Bacillariophyta*)	10	1473
Макарова И. В., Семина Г. И., Зернова В. В. Новые данные о морфологии и распространении двух видов *Thalassiosira* Cl. (*Bacillariphita*)	7	1032
Макрый Т. В. К систематике и географии лишайников *Cetraria komarovii* и *C. perstraminea* (*Parmeliaceae*)	2	291
Минина Е. Г., Третьякова И. Н. Об аномалиях женских шишек пихты сибирской	1	101
Митина М. Д. Световые кривые фотосинтеза травянистых растений дубравы	10	1454
Михайлова М. А. О тератологии цветков *Corydalis popovii* (*Fumariceae*)	8	1209
Молотковский Ю. И., Николаев Ф. И. Краткий очерк растительности заповедника «Арал-Пайгамбар»	5	741
Назарова Э. А. Цитосистематическое изучение рода *Koelpinia* (*Asteraciae*)	12	1755
Намзалов Б. Б., Ершова Э. А. Редкие степные сообщества Западной Тувы	9	1320
Непомилуева Н. И. О сохранении таежных ландшафтов на европейском Северо-Востоке	11	1616
Нгуен Тьен Хьеп, Яковлев Г. П. Род *Sorbus* (*Rosaceae*) во флоре Вьетнама	8	1185
Никольская В. Д. Харофиты из аральской свиты Восточного Казахстана	4	572
Оганезова Г. Г. Анатомо-морфологическое исследование *Ixiolirion tataricum* ssp. *montanum*	5	702
Оганезова Г. Г. Анатомическая структура четырех видов *Artemisia* из ряда *Maritimae* (*Asteraceae*)	9	1293
Оганесян М. Э. Роды *Campanula* и *Symphyandra* (*Campanulaceae*) в Южном Закавказье	3	399
Павлова Н. С. О распространении и таксономии некоторых *Fabaceae* Дальнего Востока	3	424

Паршутина Л. П. Опыт флористической классификации пойменной растительности реки Чулым	1	121
Пенькось-Миркова Г. *Dryopteris affinis* (*Aspidiaceae*) — новый вид во флоре европейской части СССР	7	1030
Петровский В. В., Жукова П. Г. Хромосомные числа и таксономия некоторых видов растений острова Врангеля	3	380
Петрушенко В. В., Григорян Э. М., Азарова Л. В. Применение метода корреляционных плеяд при оценке состояния древесных растений в различных экологических условиях	2	255
Полежаев А. Н., Хохряков А. П., Беркутенко А. Н. О флоре и растительности верховий реки Еропол (на границе Корякии и Чукотки)	3	431
Прокопьев Е. П. Систематический и эколого-биологический состав флоры поймы Иртыша	8	1166
Рапота В. В., Кожевников Ю. П. К флоре юго-восточной части гор Бырранга (Таймыр)	4	549
Ретина Т. А., Пименов М. Г. *Zomsia korovinii* — вид с наименьшим числом хромосом в семействе *Umbelliferae*	11	1616
Родионов Б. С. Об использовании эколого-топографического метода при изучении растительности гор (на примере подпояса лиственного леса в Заилийском Алатау)	9	1280
Ростовцева Т. С. Числа хромосом некоторых видов семейства *Ranunculaceae*. II	12	1751
Сааков С. Г. Материалы по сезонной динамике крахмала у роз	8	1211
Сагателян А. А. О *Colutea komarovii* (*Fabaceae*)	3	436
Соловьев В. И. Ареал *Salsola arbusculiformis* (*Chenopodiaceae*)	2	240
Старостина К. Ф. О зависимости фотосинтеза *Oxalis acetosella* (*Oxalidaceae*) от фитоценотических условий произрастания	6	859
Старченко В. М., Бойко Э. В. Новые местонахождения некоторых заносных и редких растений на Дальнем Востоке	1	81
Степанова К. Д., Рассохина Л. И. Биологическая продуктивность сообществ *Polygonum sachalinense* на Сахалине	8	1191
Степанова К. Д., Сокирка А. И., Рассохина Л. И. Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в сообществах *Calamagrostis purpurea* ssp. *langsdorffii* (*Poaceae*)	2	247
Степанова К. Д., Сокирка А. И., Рассохина Л. И. Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в сообществах *Filipendula camtschatica*	3	417
Сурова Т. Д. О формировании липидных комплексов в процессе спорогенеза у *Anemia phyllitidis* (*Schisaceae*)	9	1276
Тамберг Т. Г. Южноафриканский вид *Gradiolus carneus* (*Iridaceae*) в условиях Ленинграда	11	1623
Телекало Н. Д., Горовой П. Г., Басаргин Д. Д., Старченко В. М. Распространение *Caulophyllum robustum* (*Berberidaceae*) на Дальнем Востоке	9	1311
Темнискова-Топалова Д. Н., Козыренко Т. Ф., Моисеева А. И., Шешукова-Порецкая В. С. Новый род *Pontodiscus* (*Bacillariopyta*)	9	1308
Тихонова М. Н. К вопросу о терминологии, касающейся специализированных утолщенных побегов орхидей	11	1628
Тренин В. В. Ультраструктура спорогенных клеток микроспорангия *Gincgo biloba*	2	275
Туганаев В. В., Ефимова Т. П. Палеоагроэтноботанические исследования в бассейне реки Чепцы Удмуртской АССР (X—XIV вв. н. э.)	4	561
Удра И. Ф. Особенности растительного покрова лёссовых островов центральной части Украинского Полесья	9	1300
Украинцева В. В., Арсланов Х. А., Белорусова Ж. М., Боч М. С. Растительность и природные условия бассейна реки Большой Лесной Рассохи в верхнем плейстоцене (в связи с находкой мамонта)	10	1444
Украинцева В. В., Кожевников Ю. П. Растительный покров района находки таймырского мамонта (юго-восточный Таймыр, р. Большая Лесная Рассоха)	7	987
Федык Я. Д., Улычна К. О., Демков О. Т. О жизненном цикле мха *Tetraphis pellucida* (*Tetraphidaceae*)	7	1027
Фрейдлинг А. В. Растительность и ее продукция в ряде водоемов бассейна р. Кемь	1	109
Харитонов В. Г. Диатомовые водоросли озера Майорского (Анадырский район)	4	542
Харитонов В. Г. Об особенностях в распределении диатомовых водорослей на севере Магаданской области	5	731
Хохряков А. П., Беркутенко А. Н. *Eutrema edwardsii*, *Draba stenopetala* (*Cruciferae*) и *Spiranthes sinensis* (*Orchidaceae*) на Камчатке	1	83
Чукавина А. П., Шмелева Г. А. К флоре карстовых водоемов соляной горы Ходжамумин (Южный Таджикистан)	9	1305

Чупов В. С., Кутявина Н. Г. Серологические исследования в порядке *Liliales*. I	1	75
Чупов В. С., Кутявина Н. Г. Серологические исследования в порядке *Liliales*. II	3	408
Шамров И. И. Особенности развития пыльника у *Ceratophyllum demersum* и *C. pentacanthum* (*Ceratophyllaceae*)	10	1464
Шевчук Т. Е., Гаврилюк И. П., Конарев В. Г. Иммунохимический анализ родства видов рода *Fagopyrum* с видами других родов семейства *Polygonaceae*	2	259
Шереметьев С. Н. Интенсивность транспирации и ее временная организация у мужских и женских особей *Pistacia vera* (*Anacardiaceae*)	4	565
Шляков Р. Н. *Lophozia longiflora* (*Hepaticae*) — частый компонент растительных сообществ	8	1197
Шрагер Л. Н., Малахова Л. А. Анализ кариотипов *Adonis vernalis* и *Clematis integrifolia* (*Ranunculaceae*)	3	438

Новые таксоны

Аверьянов Л. В. Новый вид рода *Lisiella* (*Orchidaceae*) с Центрального Тянь-Шаня	4	578
Алексеев Е. В. Новые таксоны рода *Festuca* (*Poaceae*) из Мексики и Центральной Америки	10	1492
Бочанцев В. П. Новые виды рода *Salsola* L. (*Chenopodiaceae*) из Южной и Юго-Западной Африки, V	7	1036
Ветрова З. И. Новый вид рода *Strombomonas* (*Euglenophyta*)	3	441
Гусляков Н. Е. Новый вид рода *Gomphonema* (*Bacillariophyta*) из Черного моря	7	1046
Левичев И. Г. Новые виды рода *Gagea* (*Liliaceae*) из Западного Тянь-Шаня	11	1635
Мулдашев А. А. Новый род *Phaeostigma* (*Asteraceae*) из Восточной Азии	4	584
Нгуэн Данг Кхой, Яковлев Г. П. Бобовые Вьетнама. I. *Placolobium sophora*	12	1770
Пименов М. Г., Клюйков Е. В. *Tamamschjania* — новый род *Umbelliferae* флоры Кавказа и Передней Азии	10	1489
Раюшкина Г. С. Новый вид рода *Rhus* (*Anacardiaceae*) из олигоцена Северного Приаралья	5	745
Уланова К. П. Новый вид рода *Clematis* (*Ranunculaceae*) с советского Дальнего Востока	9	1325
Харкевич С. С. *Anemone tamarae* (*Ranunculaceae*) — новый вид с севера Хабаровского края	11	1631
Юрцев Б. А. Семь новых таксонов цветковых растений из северо-восточной Азии и соседних территорий	7	1041

Флористические находки

Азовский М. Г. Находки редких для Восточной Сибири прибрежно-водных и водных растений по трассе Байкало-Амурской магистрали	8	1218
Босек П. З. *Equisetum telmateia* (*Equisetaceae*) в Брянской области	3	444
Бочанцев В. П., Горелова Т. Г., Камелин Р. В. Новинки Бадхызской флоры. III	1	132
Булохов А. Д., Величкин Э. М., Харитонцев Б. С. Новые материалы к флоре Брянской области	5	750
Вайсберг Л. В., Мартыненко В. А., Рочева Г. П. Новые адвентивные растения в Коми АССР	8	1220
Горовой П. Г., Гавриленко И. Г. Таксономия дальневосточных видов секции *Physocarpum* рода *Thalictrum* (*Ranunculaceae*)	9	1336
Горовой П. Г., Басаргин Д. Д. Новый для флоры СССР вид *Corydalis bungeana* и новая подсекция рода *Corydalis* (*Fumariaceae*)	9	1329
Джубанов А. А. О находках *Turgenia latifolia* (*Apiaceae*) в Уральской области	4	589
Ефимова Т. П., Поникарук М. М., Пузырев А. Н. Находки новых видов высших растений в Удмуртии в 1978—1979 гг.	7	1048
Железнова Г. В., Лавренко А. Н. О новых для острова Вайгач видах растений	4	592
Зверева Г. А. Новые и редкие виды высших растений во флоре Тувы	8	1215
Иванова М. М. Находки во флоре Байкало-Патомского нагорья	3	447
Ильменских Н. Г., Дмитриева А. В., Мильчаков Л. В. О некоторых редких и новых адвентивных растениях во флоре Волжско-Камского края	8	1221
Кожевников А. Е. Род *Kobresia* (*Cyperaceae*) в Камчатской области	6	881
Косых В. М. Новый для флоры Крыма род *Doronicum* (*Asteraceae*)	9	1327
Макрый Т. В. Новинки для лихенофлоры СССР	1	129

Намзалов Б. Б. *Potentilla gracillima* — (*Rosaceae*) — новый вид для флоры СССР 4 590
Шилова С. И. К флоре Пермской области 9 1332
Яковлев Г. П. О новых для Китая и Монголии видах рода *Hedysarum* (*Fabaceae*) 8 1213

Охрана растительного мира

Васильченко И. Т. Региональное совещание по охране растительного мира и рациональному использованию естественных растительных ресурсов республик Средней Азии и Казахстана 3 456
Гогина Е. Е., Новиков В. С., Скворцов А. К., Тихомиров В. Н. О кадастре ботанических объектов, нуждающихся в охране на территории Московской области 4 595
Калугина-Гутник А. А. Состояние и перспективы охраны и рационального использования растительных ресурсов морей СССР 6 894
Лукс Ю. А. К вопросу о терминологии и методике искусственного переноса растений в природные экосистемы 7 1051
Парибок Т. А., Леина Г. Д., Сазыкина Н. А., Топорский В. Н., Николаева Т. П., Дьякова Т. Б. Накопление свинца в городских растениях 11 1646
Семенова-Тян-Шанская А. М. Деятельность В. Н. Сукачева в области охраны природы 6 885
Семенова-Тян-Шанская А. М. Режим охраны растительного покрова заповедных территорий 7 1060

Методика ботанических исследований

Нешатаев Ю. Н., Новикова Л. А. Некоторые методы выделения фитоценозов в луговых степях 12 1774

Потери науки

Миняев Н. А., **Ребристая О. В., Шмидт В. М., Юрцев Б. А.** Александр Иннокентьевич Толмачев (1903—1979) 5 754
Сытник К. М., Голубец М. А., Бачурина А. Ф., Дудка И. А. Андрей Сазонтович Лазаренко (1901—1979) 9 1343
Яковлев М. С. Иван Дмитриевич Романов (1906—1980) 12 1782
Яценко-Хмелевский А. А. Василий Захарович Гулисашвили (1903—1979) 9 1341

Критика и библиография

Агаханянц О. Е. *С. С. Иконников.* Определитель высших растений Бадахшана. 1979 . . . . . . 2 295
Артюшенко С. Т., Егорова Т. В. *Э. Ц. Габриэлян.* Рябины (*Sorbus* L.) Западной Азии и Гималаев. 1978 . . . . . . 10 1504
Байковская Т. Н. *В. А. Красилов.* Меловая флора Сахалина. 1979 . . . 6 902
Босек П. З. *Н. В. Ковловская.* Флора Белоруссии, закономерности ее формирования, научные основы использования и охраны. 1978 6 917
Боч М. С., Стойко С. М. *Р. Нейгейзл.* Верховые болота у озера Вельке Даржко 7 1071
Василевич В. И., Гуричева Н. П., Карамышева З. В., Матвеева Е. П. (*Рецензия*). Растительность речных пойм Монгольской Народной Республики (опыт синтаксономического анализа с использованием флористических критериев). Биологические ресурсы и природные условия Монгольской Народной Республики. 1980 . . . . . . 12 1792
Виноградова В. М. *Лючиано Бернарди.* Попытка ревизии рода *Ferulago*. 1979 . . . . . . 5 760
Гладкова В. Н. *П. Б. Томлинсон.* Биология дикорастущих деревьев тропической Флориды. 1980 . . . . . . 7 1077
Глуздаков С. И. *Л. И. Малышев, Г. А. Пешкова.* Нуждаются в охране — редкие и исчезающие растения Центральной Сибири. 1979 . . . . 4 612
Горовой П. Г. *М. Китагава.* Новые наброски флоры Маньчжурии. 1979 6 912
Жукова Г. Я. *Л. Н. Хахина.* Проблема симбиогенеза. Историко-критический очерк исследований отечественных ботаников. 1979 . . . . 1 139
Забинкова Н. Н., Кирпичников М. Э. *Карл Бергер* (Редактор). Микологический словарь на 8 языках. 1980 . . . . . . 4 610
Захариади К. А. *Ал. Ал. Федоров, З. Т. Артюшенко.* Атлас по описательной морфологии высших растений. 1979 . . . . . . 1 148
Караева Н. И., Макарова И. В. *Р. Симонсен.* Система диатомовых водорослей: Мысли о филогении. 1979 . . . . . . 4 601
Лебедев Д. В. (*Рецензия*). Венгерская научная синэкологическая библиография, 1900—1972. 1978 . . . . . . 2 300

Лебедев Д. В. *Б. Зеперник, Ф. К. Тиммлер.* Основные сведения к 300-летней истории Берлинского ботанического сада. 1979 . . . . 9 1359
Левина Ф. Я. *И. В. Ларин*, академик ВАСХНИЛ. Избранные труды. 1978 . . . . 11 1655
Левина Ф. Я. (*Рецензия*). Материалы по флоре и растительности Северного Прикаспия. Географическое общество СССР. Записки Казахстанского отдела. Ответственный редактор доктор б. н. проф. В. В. Иванов, Л., 1964; вып. 2, ч. 1,2,3, Л., 1966; вып. 3, ч. 1, 2, Л., 1968; вып. 4, ч. 1, 2, Л., 1969; вып. 5, ч. 1, 2, Л., 1971; вып. 6, ч. 1, 2, Л., 1972. Ботаническая география Северного Прикаспия. Л., 1977. Флора и растительность Северного Прикаспия. Л., 1975 . . . . 9 1349
Лыпа А. Л., Ивченко И. С. *Е. Г. Бобров.* Лесообразующие хвойные СССР. 1978 . . . . 5 757
Матвеева Е. П. (*Рецензия*). Биогеоценологические исследования на сеяных лугах в Восточно-Европейской тундре. 1979 . . . . 10 1507
Миркин Б. М. (*Рецензия*). Биогеоценологические исследования на сеяных лугах в Восточно-Европейской тундре. 1979 . . . . 4 614
Миркин Б. М. *В. А. Зайкова.* Динамика луговых сообществ. 1980 . . . 11 1659
Миркин Б. М. *Д. В. Юрин.* Структура агрофитоценозов и урожай . . . 1 141
Наумова Л. Г. (*Рецензия*). Морфология и динамика растительного покрова. Вып. 6. 1977 . . . . 1 145
Перова Н. В. *А. М. Жуков, Л. С. Миловидов.* Грибы — друзья и враги леса. 1980 . . . . 7 1075
Работнов Т. А. *Г. Элленберг.* Растительность Средней Европы с Альпами с экологической точки зрения. 1978 . . . . 1 135
Раскатов П. Б. *Е. С. Чавчавадзе.* Древесина хвойных. 1979 . . . . . . 7 1068
Рубцов Н. П. (*Рецензия*). Красная книга Украинской ССР. 1980 . . . . 6 909
Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б. *Б. Н. Норин.* Структура растительных сообществ восточноевропейской лесотундры. 1979 . . . . 3 460
Тихомиров В. Н. *Э. Ц. Габриэлян.* Рябины (*Sorbus* L.) Западной Азии и Гималаев. 1978 . . . . 10 1502
Харкевич С. С. *В. Х. Хейвуд.* Цветковые растения мира. 1979 . . . . . 12 1785

Хроника

Агапова Н. Д., Архарова К. Б. Справочник «Хромосомные числа видов цветковых растений флоры СССР» 11 1671
Буевич З. Г. Совещание, посвященное памяти Александра Афанасьевича Юнатова 2 303
Водопьянова Н. С. Годичная сессия научного координационного совета по проблемам ботаники Сибири и научная конференция «Исследование растительного мира Сибири нетрадиционными методами» (Новосибирск, 13—14 V 1980) 4 618
Докторские диссертации по ботанике, утвержденные в ВАКе 9 1366
Корнева И. Г., Харкевич С. С., Егорова Л. Н. VI сессия Дальневосточного регионального научного Совета по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» (30 IX—5 X 1980, Южно-Сахалинск) 11 1664
Кузнецова О. Л., Максимов А. И. VI Всесоюзное совещание «Антропогенные изменения и охрана растительности болот и прилегающих к ним территорий» (Березинский биосферный заповедник, БССР, 5—7 IX 1979) 5 763
Лавренко Е. М. К 50-летию Первой производственной конференции геоботаников и флористов (25 II—2 III 1931) 10 1572
Солнцева О. Н. Юбилейная сессия, посвященная 100-летию со дня рождения академика В. Н. Сукачева 10 1517
И. Ю. Сумерина. Научная сессия, посвященная 75-летию со дня рождения академика В. Б. Сочавы 12 1809
Любарский Е. Л., Полуянова В. И. Вторые Гордягинские чтения . . 5 763
Часовенная А. А. Всесоюзное совещание по развитию агрофитоценологии в СССР 9 1362
Шафранова Л. М. Вторая конференция по экологической морфологии растений (к 65-летию со дня рождения И. Г. Серебрякова) 2 308
Шухободский Б. А., Тюлин С. Я. Всесоюзное совещание «Изучение, заготовка и охрана лесных дикорастущих ягодников на территории европейской части СССР в связи с задачами освоения природных ресурсов Нечерноземной зоны» (1—3 X 1980, Петрозаводск) . . . 10 1519
Яковлев М. С., Жукова Г. Я. VI Международный симпозиум по цитоэмбриологии растений (Люблин, Польская Народная Республика, 6—8 VI 1980) 8 1225

Во Всесоюзном ботаническом обществе

Белавская А. П., Кузнецов Л. А. Обсуждение книги Т. А. Работнова «Фитоценология» в научно-педагогической секции ВБО 6 922
Информация о проведении III Международного конгресса по экологии в Варшаве (ПНР) в 1982 г. 8 1231
Куприянова Л. А. Заседание палинологической комиссии Всесоюзного ботанического общества, посвященного картам растительности территории СССР в голоцене 8 1230
Селедец В. П. В Приморском отделении ВБО (1979) 7 771
Селедец В. П. В Приморском отделении ВБО (1980) 12 1800
Софейкова Т. М. Московское отделение Всесоюзного ботанического общества в 1979 г. 1 149
Ткаченко В. С. Украинское ботаническое общество (УБО, филиал ВБО) в 1980 г. 12 1803
Правила для авторов «Ботанического журнала» 1 151

Vol. 66 *No. 12*

December, 1981

PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE URSS

CONTENTS

Page

L. E. Rodin. The fire factor and the vegetation of the arid zone 1673
T. K. Kashina, M. F. Danilova, B. S. Moshkov. Chloroplast ultrastructure in the leaves of *Perilla ocymoides* (*Lamiaceae*) and photoperiodic response of flowering 1685
T. B. Batygina, I. I. Shamrov. The embryology of *Nymphaeales* and *Nelumbonales*. I. The development of the anther 1696
I. M. Kislyuk, M. D. Vaskovsky. The reaction of arctic plants to the temperature increase under experimental conditions 1710
I. N. Sveshnikova. The new fossil genus *Sciadopityoides* (*Pinopsida*) 1721
Yu. P. Kozhevnikov. Additions to taxonomy, biology and ecology of pea family's representatives *Fabaceae* on the south-east of the Byrranga Mountains (Taimyr). II 1730

COMMUNICATIONS 1741

R. A. Voronina. The structure of the stele in the root systems of some Lycopodium species. (1741). — **T. S. Rostovtseva.** Chromosome numbers of some species of the family *Ranunculaceae*. II. (1751). — **E. A. Nazarova.** Cytosystematic investigation of the genus *Koelpinia* (*Asteraceae*). (1755). — **T. G. Buch, V. D. Shvydkaya.** New and rare adventive species of the flora of the Primorsky Region. (1758). — **N. S. Vorobyova.** The peculiarities of the embryo growth in the two species of the genus *Fraxinus* (*Oleaceae*) in connection with the dormancy of seeds. (1763).

NEW TAXA 1770

Nguen Dang Khoi, G. P. Yakovlev. *Fabaceae* in Viet-Nam. I. *Placolobium*, *Sophora*. (1770).

METHODS IN BOTANICAL RESEARCH 1774

Yu. N. Neshatayev, L. A. Novikova. Some methods in distinguishing phytocoenoses in the meadow steppes. (1774).

OBITUARIES 1782

M. S. Yakovlev. Ivan Dmitriyevich Romanov (1906—1980). (1782).

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 1785

S. S. Kharkevich. *V. H. Heywood* (consultant editor). Flowering plants of the world. 1979. (1785). — **V. I. Vasilevich, N. P. Guricheva, Z. V. Karamysheva, E. P. Matveeva.** (*A review*). The vegetation of the river flood plains in the Mongolian People's Republic. (An attempt of sintaxonomical analysis with the use of floristic criteria). Biological resources and natural conditions of the Mongolian People's Republic, vol. 13. Leningrad, 1980, p. 284. (1792).

IN THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY 1800

V. P. Seledets. At the Primorsky branch of the All-Union Botanical Society. (1800). About the conduct of the VII delegate congress of the All-Union Botanical Society. (1802). — **V. S. Tkachenko.** The Ukrainian botanical society (UBS- the branch of the All-Union botanikal society) in 1980. (1803).

CHRONICLE 1809

I. Yu. Sumerina. Scintific session, dedicated to the 75th anniversary of academician V. B. Sochava. (1809).
Index to the Vol. 66 (1981) (1813).

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Л. Е. Родин. Пирогенный фактор и растительность аридной зоны 1673

Т. К. Кашина, М. Ф. Данилова, Б. С. Мошков. Ультраструктура хлоропластов листьев *Perilla ocymoides* (*Lamiaceae*) и фотопериодическая реакция цветения 1685

Т. Б. Батыгина, И. И. Шамров. Эмбриология нимфейных и лотосовых. I. Развитие пыльника 1596

И. М. Кислюк, М. Д. Васьковский. Реакция растений арктической тундры на повышение температуры в экспериментальных условиях 1710

И. Н. Свешникова. Новый ископаемый род *Sciadopityoides* (*Pinopsida*) 1721

Ю. П. Кожевников. К систематике, биологии и экологии представителей бобовых (*Fabaceae*) на юго-востоке гор Бырранга (Таймыр). II 1730

СООБЩЕНИЯ 1741

Р. А. Воронина. Строение стелы в корневых системах у некоторых видов плаунов. (1741). — **Т. С. Ростовцева.** Числа хромосом некоторых видов семейства *Ranunculaceae*. II. (1751). — **Э. А. Назарова.** Цитосистематическое изучение рода *Koelpinia* (*Asteraceae*). (1755). — **Т. Г. Буч, В. Д. Швыдкая.** Новые и редкие адвентивные виды флоры Приморского края. (1758). — **Н. С. Воробьева.** Особенности роста зародышей двух видов рода *Fraxinus* (*Oleaceae*) в связи с покоем семян. (1763).

НОВЫЕ ТАКСОНЫ 1770

Нгуэн Данг Кхой, Г. П. Яковлев. Бобовые Вьетнама. I. *Placolobium*, *Sophora*. (1770).

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ 1774

Ю. Н. Нешатаев, Л. А. Новикова. Некоторые методы выделения фитоценозов в луговых степях. (1774).

ПОТЕРИ НАУКИ 1782

М. С. Яковлев. Иван Дмитриевич Романов (1906—1980). (1782).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 1785

С. С. Харкевич. *В. Х. Хейвуд* (отв. редактор). Цветковые растения мира. 1979. (1785). — **В. И. Василевич, Н. П. Гуричева, З. В. Карамышева, Е. П. Матвеева.** (Рецензия). Растительность речных пойм Монгольской Народной Республики (Опыт синтаксономического анализа с использованием флористических критериев). Биологические ресурсы и природные условия Монгольской Народной Республики, т. 13, 1980. (1792).

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ 1800

В. П. Селедец. В Приморском отделении ВБО. (1800). — О проведении VII делегатского съезда ВБО. (1800). — **В. С. Ткаченко.** Украинское ботаническое общество (УБО, филиал ВБО) в 1980 г. (1803).

ХРОНИКА 1809

И. Ю. Сумерина. Научная сессия, посвященная 75-летию со дня рождения академика В. Б. Сочавы. (1809).

Указатель тома 66 (1981) 1813

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Г. А. Александрова*, *Е. Ю. Вахтина*

Сдано в набор 10.09.81. Подписано к печати 20.11.81. М-20266. Формат бумаги 70×108 1/16.
Бумага № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Печ. л. 9 1/2+4 вкл. (1/2 печ. л.)=
=14.0 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 15.28. Тираж 2616. Тип. зак. 712.

Издательство «Наука». Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

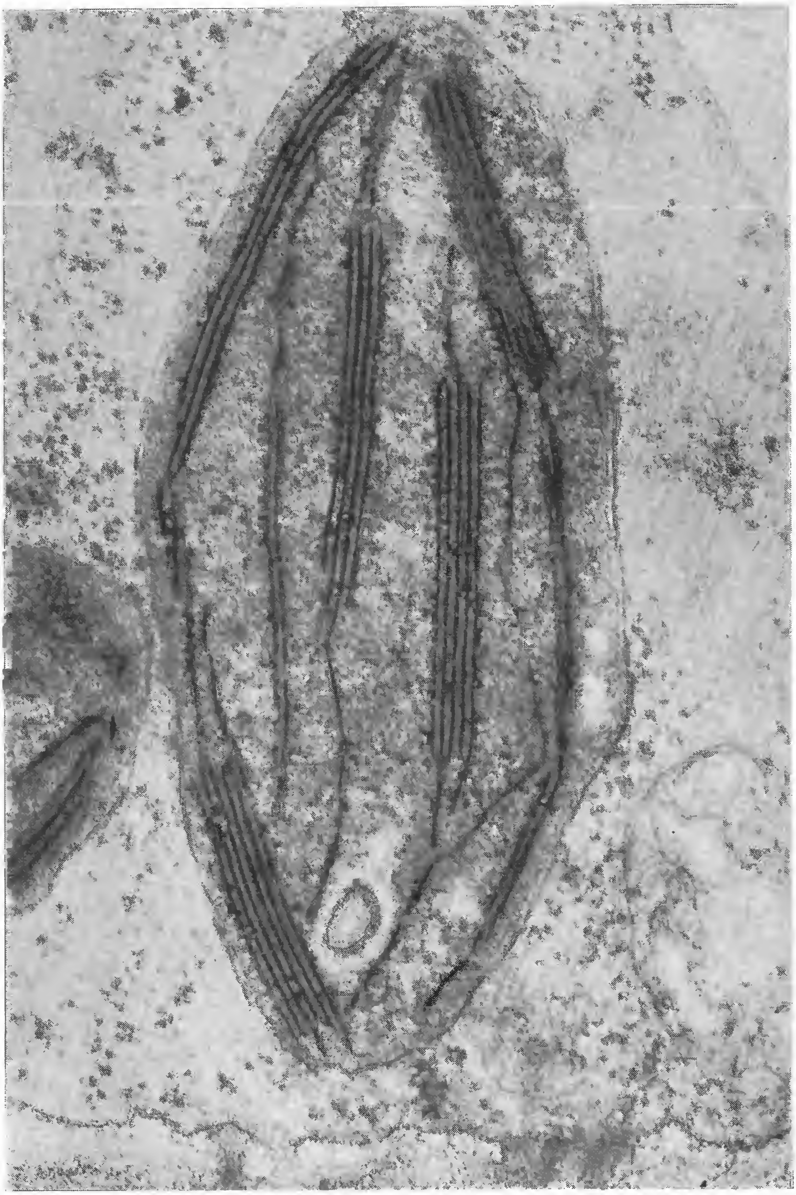


Рис. 1. Хлоропласт самого молодого листа (12-й ярус, 0.36 см^2) 70-дневного растения *Perilla ocymoides*, выращенного при непрерывном освещении и находящегося в вегетативном состоянии (опыт 4).

Мембраны оболочки хлоропласта имеют обычный контраст, а мембраны, ограничивающие тилакоид, слабоокрашены. Внутритилакоидное пространство заполнено электронноплотным веществом. ×87 000.

К с. 1689

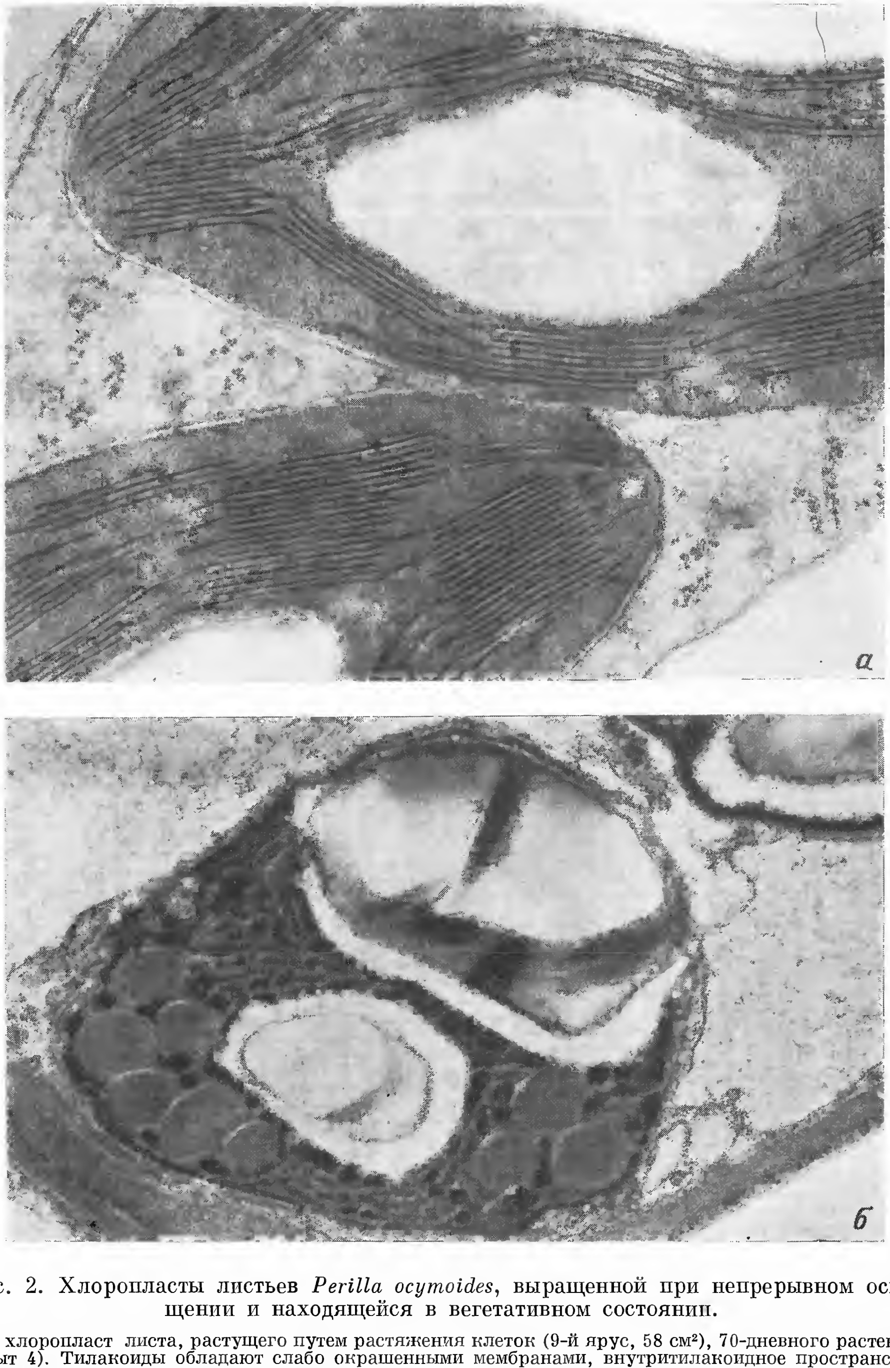


Рис. 2. Хлоропласты листьев *Perilla ocymoides*, выращенной при непрерывном освещении и находящейся в вегетативном состоянии.

а — хлоропласт листа, растущего путем растяжения клеток (9-й ярус, 58 см²), 70-дневного растения (опыт 4). Тилакоиды обладают слабо окрашенными мембранами, внутритилакоидное пространство заполнено электронноплотным веществом. В строме пластид видны крупные крахмальные зерна. ×58 000. *б* — хлоропласт пожелтевшего листа (1-й ярус, 5 см²) 60-дневного растения (опыт 3). Мембранная система в процессе разрушения. Распадающиеся тилакоиды содержат электронноплотный материал. В строме пластиды видны крупные крахмальные зерна и пластоглобулы. ×35 000

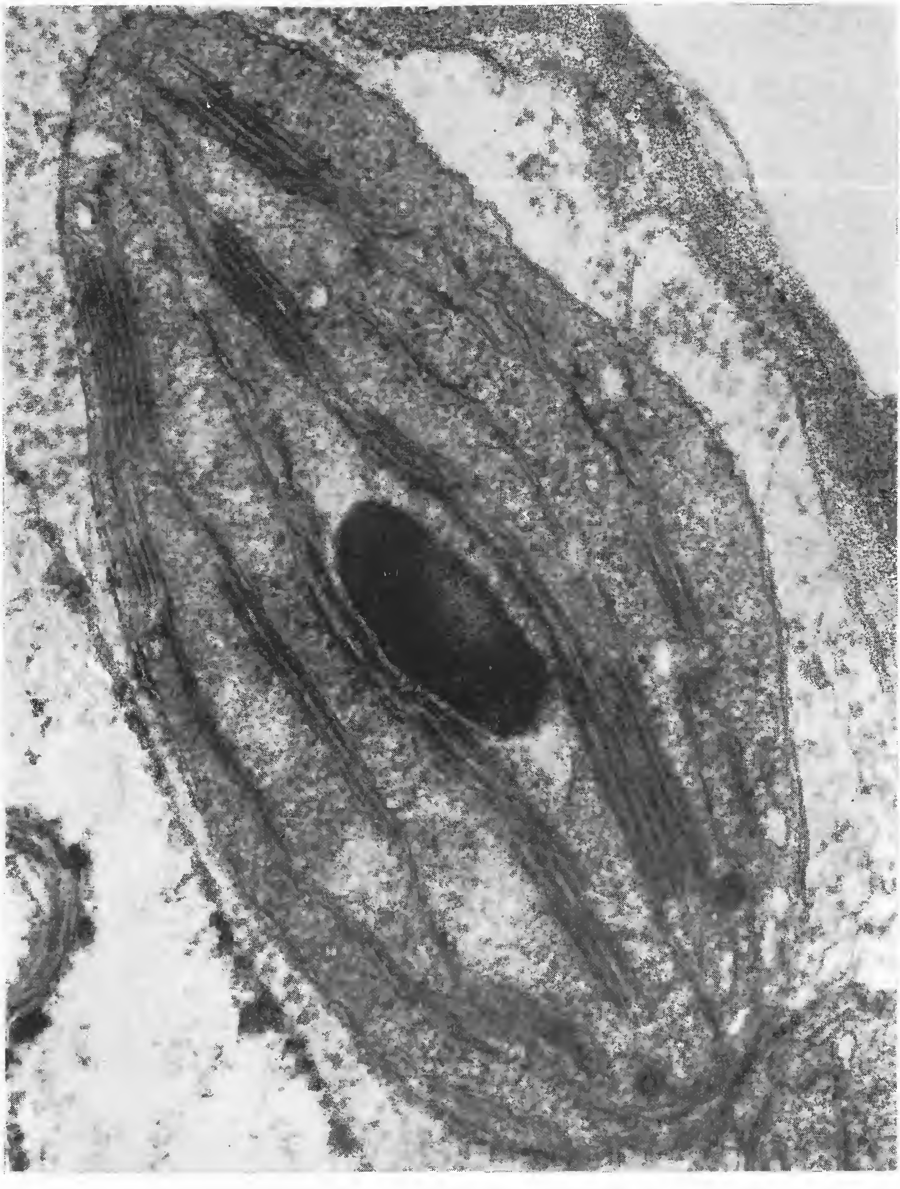


Рис. 4. Хлоропласт самого молодого листа (11-й ярус, 0.8 см^2) 70-дневного растения *Perilla ocymoides*, получившего 48 непрерывных дней и 22 коротких дня и сформировавшего зачаток соцветия (опыт 4).

Тилакоиды обладают обычным контрастом мембран и электроннопрозрачным пространством. ×60 000.

К с. 1690

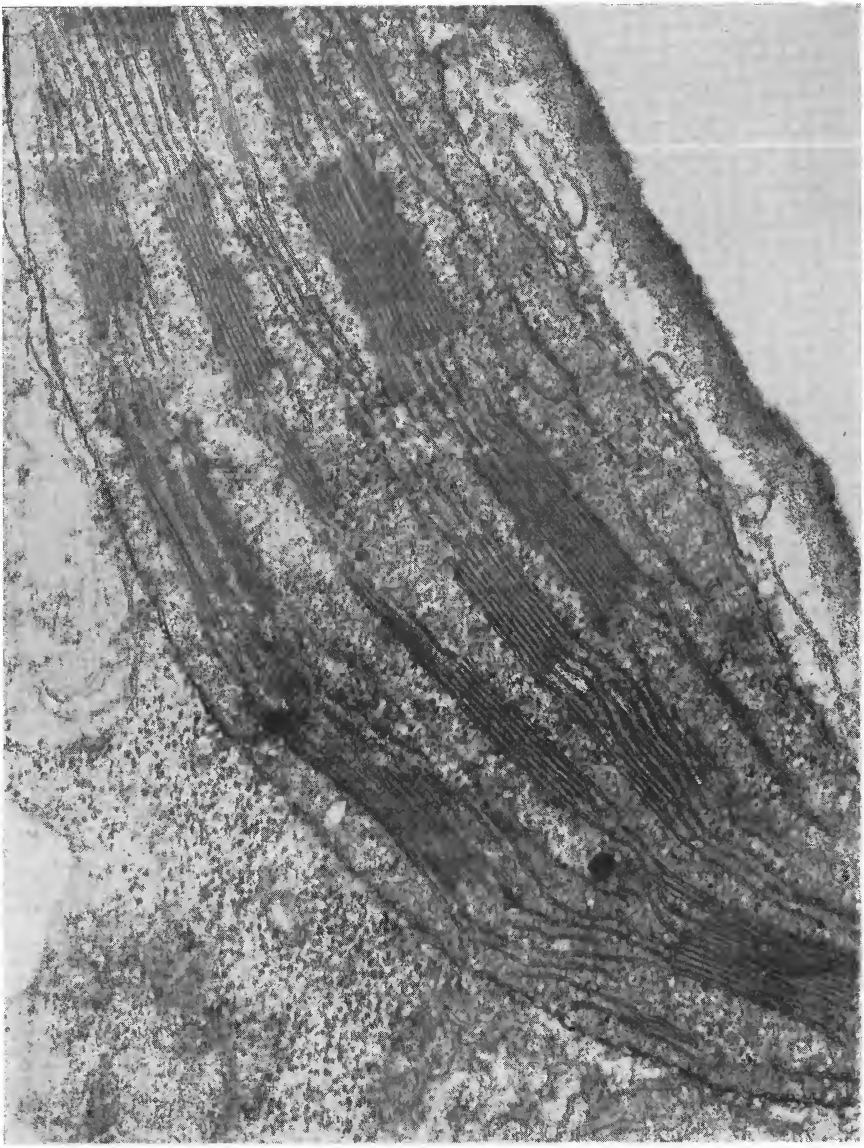


Рис. 5. Хлоропласт листа, растущего путем растяжения клеток (9-й ярус, 56 см^2) 70-дневного растения *Perilla ocymoides*, получившего 48 непрерывных дней и 22 коротких дня и сформировавшего зачаток соцветия (опыт 4).

Виден обычный контраст ограничивающих мембран и электроннопрозрачное содержимое тилакоидов. В строме пластид крахмал отсутствует. ×54 000.

К ст. И. И. Свешниковой с. 1723

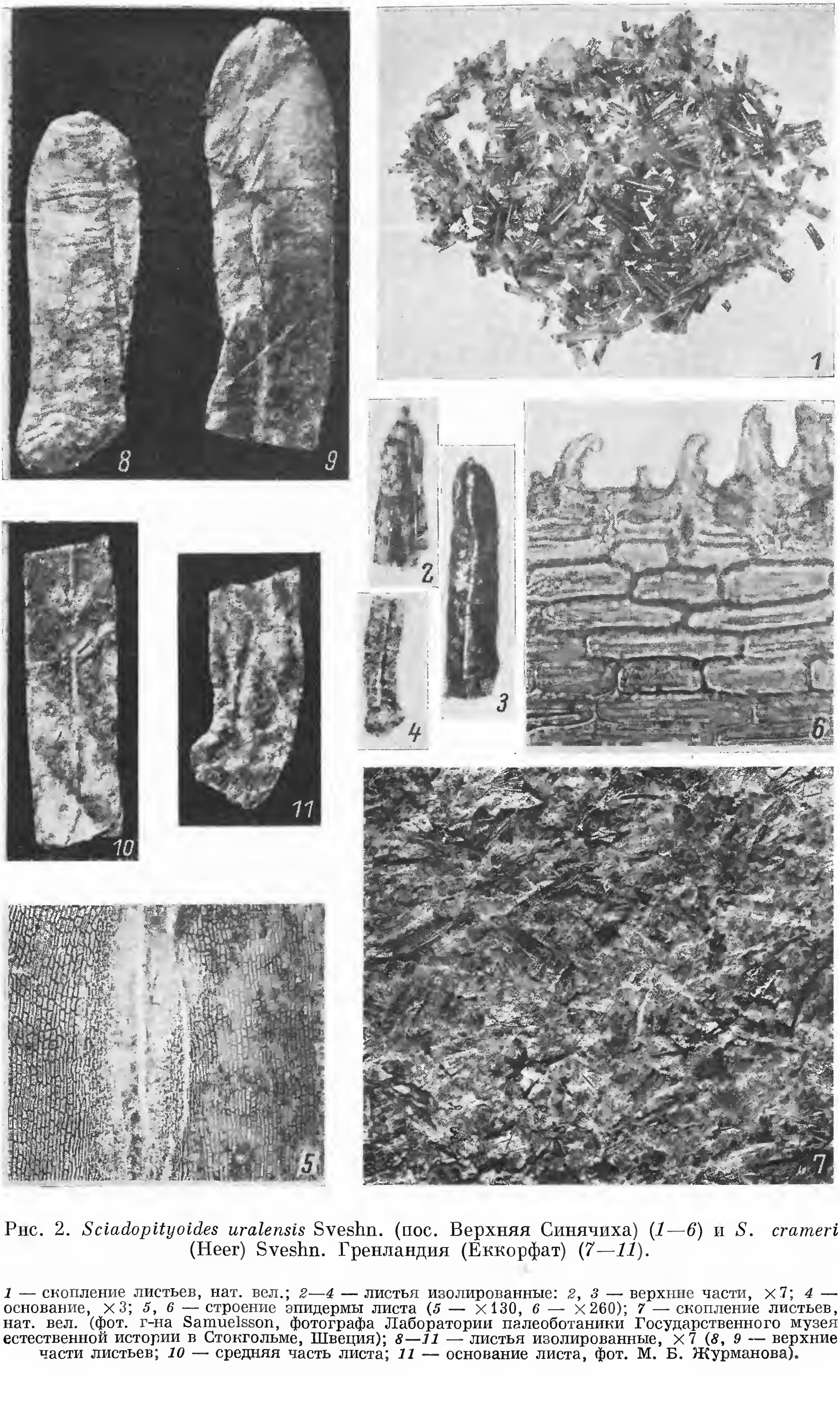


Рис. 2. *Sciadopityoides uralensis* Sveshn. (пос. Верхняя Синячиха) (*1—6*) и *S. crameri* (Heer) Sveshn. Гренландия (Еккорфат) (*7—11*).

1 — скопление листьев, нат. вел.; *2—4* — листья изолированные: *2*, *3* — верхние части, ×7; *4* — основание, ×3; *5*, *6* — строение эпидермы листа (*5* — ×130, *6* — ×260); *7* — скопление листьев, нат. вел. (фот. г-на Samuelsson, фотографа Лаборатории палеоботаники Государственного музея естественной истории в Стокгольме, Швеция); *8—11* — листья изолированные, ×7 (*8*, *9* — верхние части листьев; *10* — средняя часть листа; *11* — основание листа, фот. М. Б. Журманова).

К с. 1724

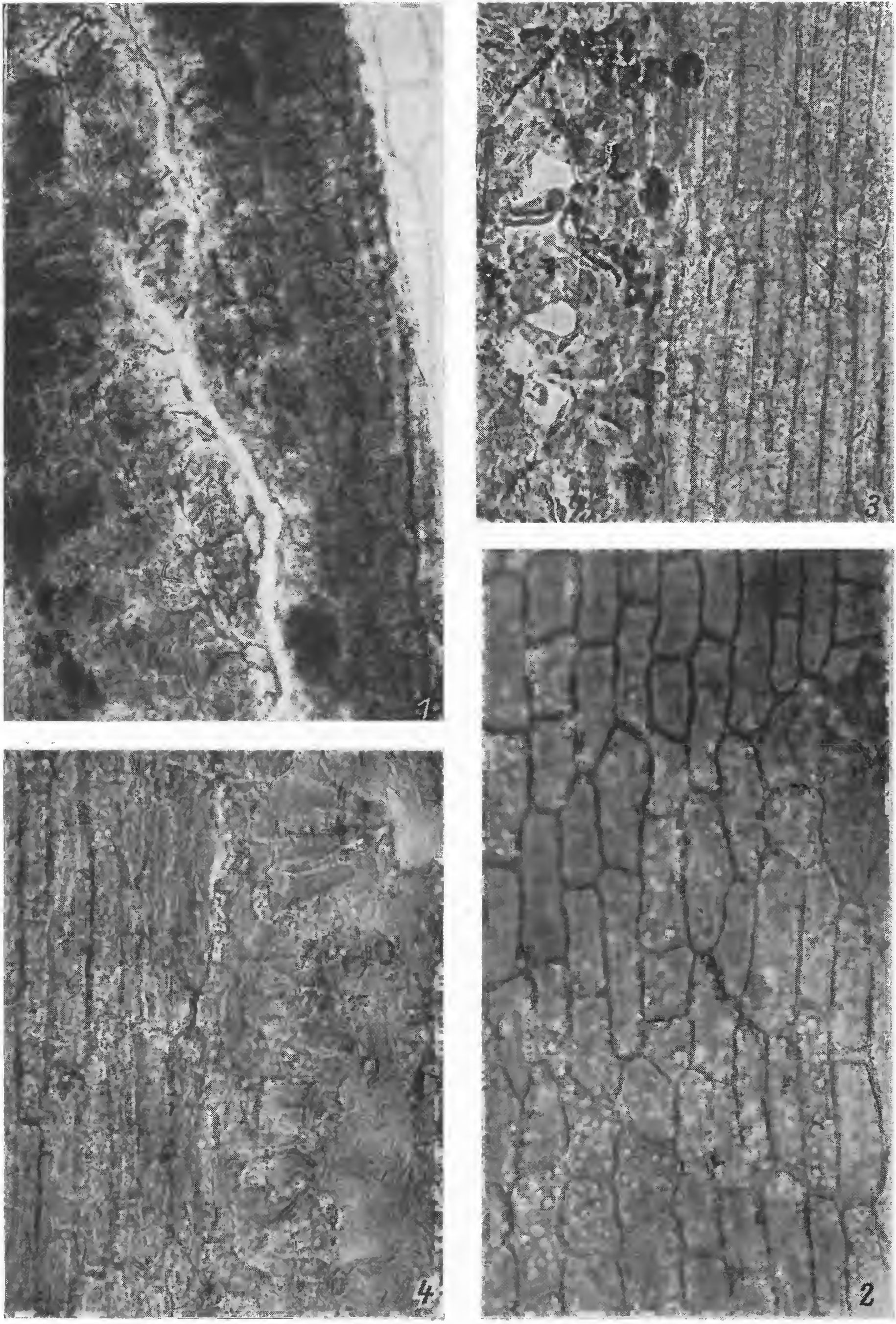


Рис. 3. *Sciadopityoides crameri* (Heer) Sveshn. Гренландия (Еккорфат) (*1*, *2*), *S. eirikiana* (Heer) Sveshn. Гренландия (Еккорфат) (*3*), *S. nathorstii* (Halle) Sveshn. Гренландия (Атанекердлук) (*4*).

1 — строение УА, *2* — клетки эпидермы, *3* — эпидерма нижней (?) поверхности листа (слева борозда с устьицами), *4* — эпидерма нижней (?) поверхности листа (справа борозда с устьицами). *1*—*4* — увел. 240.

К ст. Э. А. Назаровой с. 1756

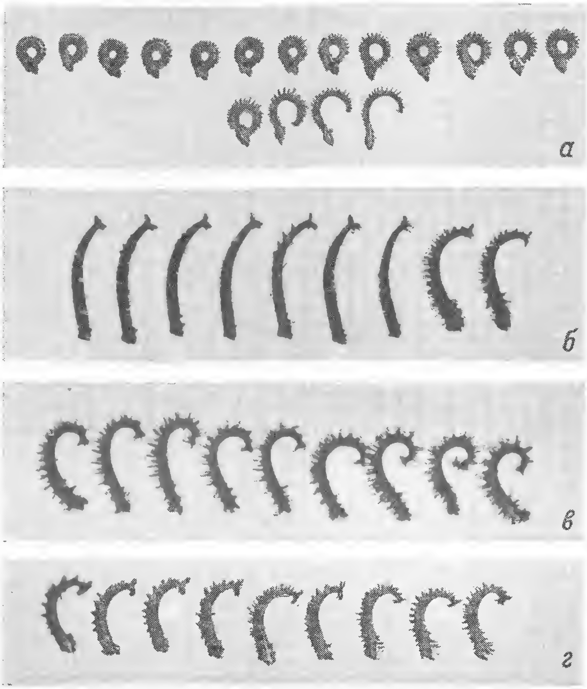


Рис. 1. Семянки видов рода *Koelpinia*.

Слева направо от наружных к внутренним (из одной корзинки): *а* — *K. macrantha*, *б* — *K. tenuissima*, *в* — *K. linearis* × *K. macrantha*, *г* — *K. linearis*.

К с. 1757

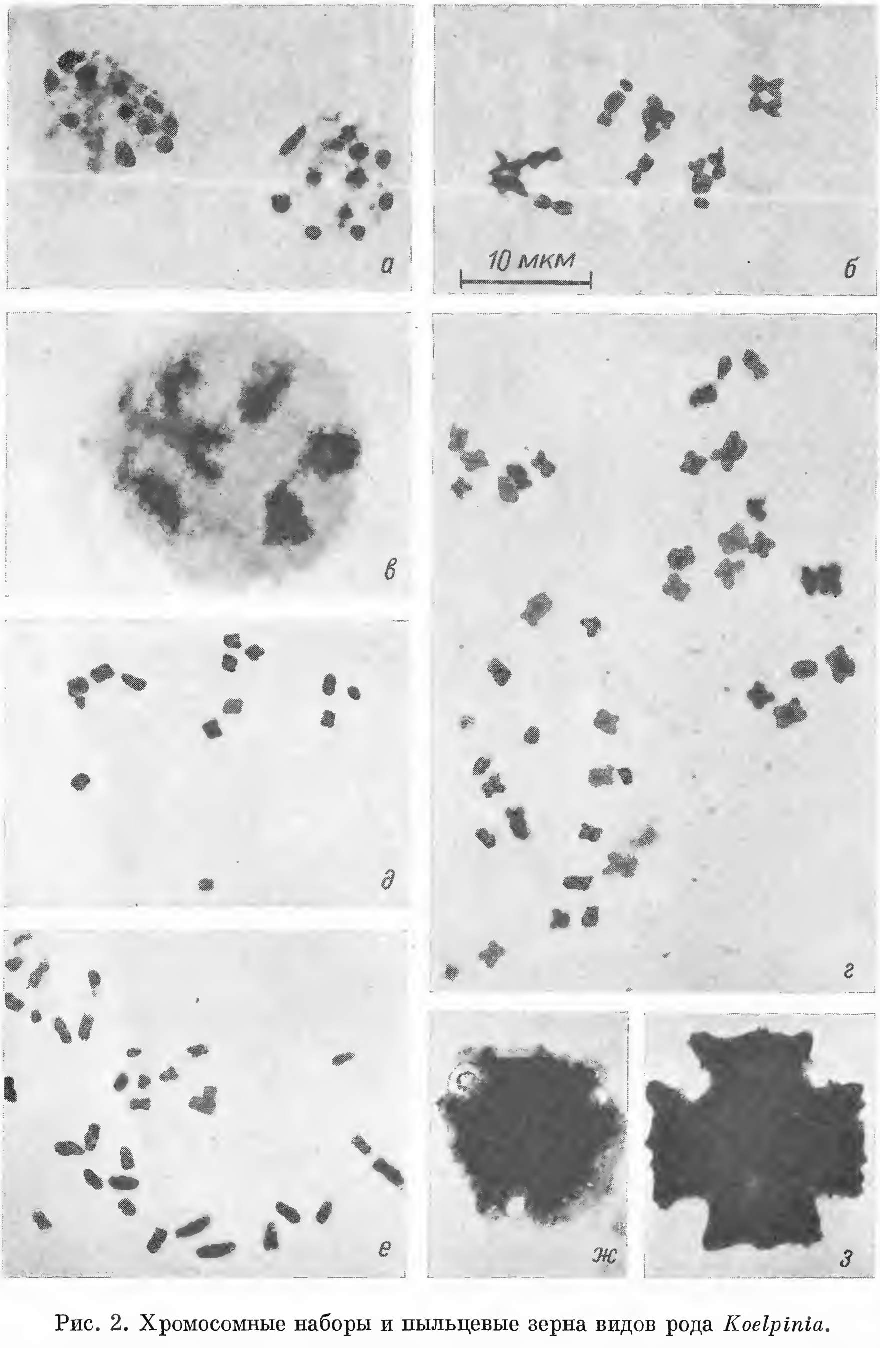


Рис. 2. Хромосомные наборы и пыльцевые зерна видов рода *Koelpinia*.

а—в — *K. macrantha* (2n=12); *г* — *K. tenuissima* (2n=42); *д* — *K. linearis* (2n=14); *е* — *K. linearis*; *ж* — трехпоровое пыльцевое зерно *K. macrantha*; *з* — четырехпоровое пыльцевое зерно октаплоидной циторасы *K. linearis*.

1 р. 50 к.

Индекс
70056

Ботанический журнал, 1981, т. 66, 12, 1673 — 1824